XZ
.E43

Ex Libris



The Rockefeller Institute
for Medical Research
New York

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANNS

ZEHNTER JAHRGANG

MIT 98 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 3 TAFELN



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1918

.E43
V. 10
1918

Alle Rechte vorbehalten

Druck der Fürstlich priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff) Rudolstadt

Über die Tagesperiode der Kern- und Zellteilungen.

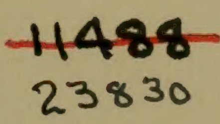
Von

G. Karsten.

Mit Tafel I und 3 Abbildungen im Text.

In einer in dieser Zeitschrift erschienenen Arbeit: »Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode« (1) konnte erwiesen werden, daß der Einfluß des Wechsels von Licht und Dunkelheit es ist, der den Zeitpunkt für Eintreten der Kernteilungen bestimmt. War das für zahlreiche niedere Lichtpflanzen bereits daraus zu erschließen, daß die Teilungen nur oder doch vorzugsweise in der Nacht stattfinden, zum Teil sogar zu genauen Stunden wie bei Spirogyra um 12 Uhr nachts, so brachte die genannte Arbeit den Nachweis, daß auch die Sproßvegetationspunkte höherer Pflanzen wie Zea u. a. ihre Teilungen auf die Nachtzeit verlegen, und daß durch Veränderung der Beleuchtungszeit auch die Teilungszeit sinngemäß verschoben werden kann. Daraus, daß auch beim Aufziehen von Keimlingen in völliger Dunkelheit die gleiche Periodizität von den Pflanzen eingehalten wird, ging außerdem hervor, daß nicht der seit der Keimung genossene Wechsel von Tag und Nacht der bestimmende Faktor für die Teilungsperiode der Einzelpflanze ist, sondern, daß der von jeher auf die Voreltern wirkende Tag- und Nachtwechsel auf das Keimplasma derart eingewirkt hat, daß die Periodizität der Kernteilungen zu einem vererbbaren Faktor geworden ist. Zwar kann durch direkte Beeinflussung mit stärkerem Licht die Einzelpflanze zu einer Änderung der Periode gezwungen werden, fällt aber jeder Lichteinfluß fort, so tritt durch Vererbung die normale Periode ein.

Um diese Tatsache auf ihre weitere Gültigkeit hin zu untersuchen, wurden andere Pflanzen in den Bereich der Beobach-



tung gezogen. Zunächst wählte ich eine Chara, die im Institut seit langer Zeit in Kultur befindlich, für solche Versuche geeignet schien. In parallelwandigen schmalen Küvetten wuchsen die eingesetzten Stecklinge recht gut und die verschiedenen Versuchsreihen mit normaler Belichtung, umgekehrter Lichtzeit, Dauerbelichtung und andauernder Dunkelheit konnten bei konstanter Temperatur durchgeführt werden. Bei der mikroskopischen Untersuchung stellte sich jedoch heraus, daß das Material trotz seiner Menge völlig unzureichend war. Denn um vergleichbare Resultate zu erhalten, durften nur die Teilungen der Scheitelzelle in Betracht kommen und diese treten verhältnismäßig zu selten ein, um brauchbare Zahlen liefern zu können. Da der Raum des Thermostaten immerhin beschränkt ist, konnten unmöglich hinreichend Küvetten unter völlig gleichen Lichtbedingungen aufgestellt werden, um die im Objekt liegende Ungunst auszugleichen.

Besser geeignet schienen Gymnospermenkeimlinge zu sein. Zahlreiche Aussaaten von Pinus austriaca lieferten gutes Material, und ich konnte zunächst an frisch dem Gewächshaus — wo das Antreiben bei 22 bis 23⁰ Wärme erfolgte —, entnommenem Material feststellen, daß auch bei Pinuskeimlingen eine Tagesperiodizität für Kernteilungen im Sproßvegetationspunkt vorhanden ist. Auch hier findet nachts die größte Menge der Kernteilungen im Sproßscheitel statt, und die Zeit 2 bis 4 Uhr nachts stimmt sogar mit den Befunden bei Zea vollkommen überein. Beifolgende Tabelle (s. S. 3 u. 4) zeigt dieses zur Genüge. Als ich jedoch daran ging, die bisher anstandslos gelungenen Versuche mit dauernder Belichtung resp. Verdunkelung und Umkehr der Belichtungszeiten vorzunehmen, zeigte das Objekt Schwierigkeiten, die nicht zu überwinden waren. Die Keimlinge vertrugen den Aufenthalt im Thermostaten nicht und gingen zugrunde, doch trat dasselbe auch mit den im Gewächshaus kultivierten Keimlingen ein, so daß der Thermostat nicht die Schuld daran trug. Der Fehler lag vermutlich an der Ungunst der Jahreszeit, da die Versuche während der Wintermonate unternommen wurden, wo ungenügendes Licht, zu große Feuchtigkeit und auch wohl zu starke Erwärmung für Pinus ungeeignet waren.

Pinus austriaca, normal wachsend 22—23°. 3. Februar 1915 abends ins Laboratorium. Alle Schnitte durch den Vegetationspunkt durchgezählt.

Zeit	Auflockerung	Prophase	Metaphase	Anaphase	Telophase	Summe	Mittel	Zahl der Schnitte
6	1	4	3	3	—	11		9
	—	3	3	1	—	7		10
	2	4	3	1	3	13	11,2	12
	1	2	3	7	3	16		8
	2	2	3	1	1	9		9
8	1	4	4	3	2	14		9
	3	5	5	6	2	21		12
	1	4	4	1	1	11	13	10
	3	2	4	—	2	11		10
	1	4	—	—	3	8		13
10	2	2	4	2	3	13		11
	2	8	8	4	4	26		11
	1	4	2	4	5	16	16,8	10
	1	4	1	2	4	12		10
	2	2	3	6	4	17		10
12½	2	2	3	5	4	16		11
	3	6	7	2	4	22		14
	2	6	5	3	5	21	20,02	9
	2	6	6	3	5	22		15
2	1	5	5	5	—	16		11
	4	8	5	2	3	22		16
	2	3	6	7	2	20	23,8	11
	4	6	9	4	9	32		12
	3	7	8	4	7	29		16
4	1	9	7	1	4	22		15
	—	4	1	—	6	11	24	10
	4	8	5	6	8	31		19
	3	5	4	10	10	32		13
6	2	1	2	2	4	11		13
	2	5	3	1	4	15		10
	2	4	1	7	4	18	18	13
	4	5	2	2	7	20		16
	1	7	6	7	5	26		13
8	1	4	6	5	6	22		12
	1	3	3	1	6	14		18
	2	4	5	1	3	15		12
	2	4	4	3	2	15	16	8
	2	3	4	3	2	14		11

Pinus austriaca, normal wachsend 22—23°. 3. Februar 1915 abends ins Laboratorium. Alle Schnitte durch den Vegetationspunkt durchgezählt.

Zeit	Auflockerung	Prophase	Metaphase	Anaphase	Telophase	Summe	Mittel	Zahl der Schnitte
10	1	3	3	3	3	13		12
	2	4	3	3	3	15		12
	1	6	5	6	3	21	12,8	10
	—	1	—	—	2	3		11
	3	3	1	—	5	12		18
12	3	6	4	3	3	19		18
	1	4	1	—	1	7		17
	1	4	2	1	1	9	9,4	11
	1	1	3	—	3	8		15
	—	2	—	—	2	4		14
2	—	6	4	1	1	12		10
	—	1	6	6	4	17		12
	—	4	5	5	4	18	15,2	15
	—	3	4	4	2	13		12
	1	4	1	6	4	16		10
4	—	3	7	4	3	17		12
	—	6	3	3	2	14		12
	—	4	3	2	1	10	15,4	9
	—	7	2	2	1	19		15
	—	5	3	5	4	17		13

Versuche mit Konjugaten.

1. Spirogyra. Im Herbste 1914 untersuchte ich die Beeinflussung der Kern- und Zellteilungen durch Licht und Dunkelheit bei einer großen Spirogyraart, die der Spirogyra crassa entsprechen dürfte, aber mangels von Zygoten nicht genau bestimmbar war. Die Spirogyrafäden wurden in kurze Stücke zerteilt in Hängetropfen auf Objektträgern kultiviert, was sie recht gut vertragen konnten. Bei rechtzeitiger Erneuerung des Hängetropfens fand ein ansehnlicher Zuwachs der Fadenstücke statt. Die Objektträger unter feuchten Glocken auf Gestellen vereinigt, konnten leicht den verschiedenen Versuchsbedingungen unterworfen werden und waren jederzeit der Beobachtung zugänglich. Zur Belichtung dienten teils Glühlampen von 50 Kerzen, die einzeln oder zu zweit in 30 cm Entfernung über

den Glasglocken aufgehängt waren, teils für höhere Intensität eine Liliput-Bogenlampe von 500 Kerzen in einem Meter Entfernung befestigt.

Es ist bekannt, daß Spirogyra sich ziemlich genau um 10 bis 12 Uhr nachts teilt, zunächst tritt Karyokinese ein, dann schneidet die Trennungswand an der Stelle der Kernplatte ringförmig von den Seiten ringsum ins Zellumen ein, bis die Ränder in der Mitte aufeinandertreffen.

Die Fragestellung war damit gegeben:

Läßt sich Spirogyra durch Änderung der Belichtungsperioden zu einer entsprechenden Änderung ihrer Teilungszeiten bringen?

Bekannt ist, daß Erniedrigung der Temperatur von Strasburger (2) benutzt wurde, um die Karyokinese zu verzögern und in ein wenig modifizierter Weise hat Gerassimoff (3) von demselben Mittel Gebrauch gemacht und damit seine kernlosen wie doppelkernigen Zellen erhalten.

Aus den Protokollen möchte ich einiges mitteilen, woraus hervorgehen wird, daß sich ähnliches durch Veränderung des Licht- und Dunkelwechsels erreichen läßt.

Kultur 1 und 2. Am 12. X. 1914 vormittags angesetzt und dauernd belichtet.

1 = 46 Zellen alle normal und ihrer Größe nach teilungsfähig
2 = 35 „ „ „ „ „ „ „

Alle Zellen bleiben ungeteilt bis 15. X. abends. Vier Tage und drei Nächte hat das Licht die Teilung verhindert. Weitere Kulturen gaben gleiche Ergebnisse.

Kultur 7 Ba. 21 Zellen, angesetzt am 17. X, Mehrere längere Zellen, die sich anscheinend teilen wollen.
Bc. 21 Zellen ebensolcher Art.

Tagsüber verdunkelt, nachts belichtet.

Alle Zellen unverändert bis 22. X. Dann haben sie sich während der Tagesverdunkelung geteilt.

7 Ba besitzt jetzt 26 Zellen.
7 Bc „ „ 23 „

Das Licht hat also die Teilung in der für die Pflanze normalen Nachtzeit gehemmt, andererseits haben die Zellen sich fünf Tage lang gesträubt, eine durch Dunkelheit ihrem Bedürfnisse entgegenkommende andere Tageszeit für die Teilung zu

wählen. Weitere gleichartig behandelte Kulturen ergaben gleiche Resultate, die also zeigen, daß nicht nur Dunkelheit als solche für normale Teilung der Spirogyrafäden notwendig ist, sondern, daß die Zellen auch eine Empfindung für die ihrem Teilungsbedürfnis angemessene Tageszeit haben müssen, die auf die Stunde genau bestimmt ist; und dieses Angepaßtsein auf eine bestimmte Stunde überwindet vielfach sogar die Lichthemmung. Denn schließlich läßt sich auch durch starke Belichtung die Teilung nicht völlig verhindern, die weiter wachsenden Zellen erreichen sonst eine ihrer Ökologie nicht mehr entsprechende Länge.

Doch treten bei diesen im Lichte erfolgenden Teilungen gewisse Unregelmäßigkeiten auf, die zeigen, daß die verschiedenen aufeinanderfolgenden Abschnitte der Zellteilung nicht gleichmäßig von dem regelmäßigen Wechsel von Tag und Nacht abhängig sind. Besonders konnte in vielen Fällen beobachtet werden, daß scheinbare Zellteilung vorlag, ohne daß der Kern sich geteilt hätte. Bei genauerer Untersuchung zeigte sich dann, daß die Wandbildung rings vom Rande her eingesetzt hatte, und verschieden weit vorgeschritten war, doch blieb im Zentrum stets noch ein Diaphragma übrig — wenigstens so weit ich beobachtet habe. Daraus geht hervor, daß das Zellplasma den Anstoß zur Einleitung einer Zellteilung gegeben resp. erhalten hatte, und daß die Wandbildung bereits eingeleitet war, daß aber der Einfluß des Lichtes den Kern selbst verhinderte, seinerseits die Karyokinese zu beginnen. Stets lag dann der Kern im Diaphragma oder doch ganz in der Nähe der sich bildenden Querwand. Es ist klar, daß auf diese Weise bei weiterem Fortschreiten der Wandbildung kernlose Zellen neben kernhaltigen entstehen müssen, daß so auch, wenn nach vollendeter Wandbildung die Kernteilung einsetzt, zweikernige Zellen gegeben wären, wie Gerassimoff sie durch nächtliche Abkühlung erhielt. In der folgenden Dunkelperiode, die auf den Tag entfiel, wurden meist solche Unregelmäßigkeiten ausgeglichen.

Als Beleg mag die Kultur 10b dienen.

Am 19. X. angesetzt enthält der Faden 60 Zellen mittlerer Länge.

In den Dunkelperioden treten nach und nach einzelne Teilungen ein, so daß am 23. X. abends 68 Zellen vorhanden sind.

In der Nacht folgen dann trotz Belichtung die so lange zurückgehaltenen Teilungen in großer Zahl. Es wurden am Morgen des 24. X. 95 Zellen gezählt, so daß 27 neue Teilungen stattgefunden haben müssen. Diese 27 sind aber durchweg unvollständig in der oben geschilderten Weise, so daß zwar die Zellteilung deutlich vorliegt, der Kern aber noch ungeteilt ist. In der folgenden Tagesdunkelperiode wird dann die Kernteilung durchgeführt.

Bei diesen zahlreichen Teilungen wurden schließlich die Zellen so kurz, daß der Durchmesser der dicken Fäden länger ist als die Längsstreckung der Zellen. Außerdem ballt sich der Chromatophor wie zum Schutze des Kernes um ihn zusammen (Systrophe). Weitere Kulturen lieferten die gleichen Ergebnisse. Zweikernige Zellen, denen danebenliegende kernlose entsprechen, sind nur dreimal beobachtet worden, da meist der Belichtung früh genug die Dunkelperiode folgte, und damit der normale Zustand hergestellt werden konnte.

Meine Einberufung zum Heere hinderte alsdann die Fortsetzung der Beobachtungen.

Als Ergebnis kann man also feststellen, daß die nächtliche Teilungsweise bei Spirogyra durch den Wechsel von Tag und Nacht bedingt ist, die Zelle assimiliert CO_2 am Tage, vermehrt sich durch Teilung des Nachts. Durch Änderung der Periode, indem man tagsüber die Zellen dunkel hält, sie nachts dagegen intensiv belichtet, lassen sich Teilungen einige Tage hindurch unterdrücken, später aber im Tagesdunkel erzielen, doch braucht die Pflanze einige Zeit (4 bis 5 Tage), bis sie auf die neue Periode eingeht. Der auf die Zellen ausgeübte Zwang, d. h. die Hinderung normaler Teilungen, bringt dann aber früher oder später eine massenhafte Zellvermehrung zustande, die vielfach mehr an der gewohnten Zeit (nachts), als an der Dunkelheit festhält, also auch trotz Belichtung des Nachts erfolgt. Es setzt demnach völlige Regellosigkeit ein und man kann Teilungen zu jeder Tageszeit beobachten. Das abweichende Verhalten der bei Licht erfolgenden Teilungen ist oben genauer geschildert.

2. Desmidiaceen. Es lag nahe, daß nun auch einzellige Konjugaten herangezogen wurden. Über die Teilungszeiten von Desmidiaceen liegen einige Beobachtungen aus neuerer Zeit

vor. So gibt Lutman (4) für Closterium an, daß Teilungen von 10 Uhr abends bis 5 Uhr morgens stattfinden, und daß am Abend 9 Uhr die Tochterhälfte zur Größe der älteren herangewachsen ist, womit die Symmetrie hergestellt wird. Kauffmann (5) führt für Cylindrocystis an: »Die vegetative Teilung findet tags und nachts statt, wenn sie auch nachts, besonders um Mitternacht, weit am stärksten ist.« Eingeschaltet sei auch noch, daß Kurssanow (6) in seiner Zygnemaarbeit angibt, daß bei den zunächst einzelligen Keimlingen alle Teilungen ausschließlich nachts vor sich gehen.

Dank der Freundlichkeit meines Kollegen Professor E. Pringsheim standen mir von seinen Reinzuchtversuchen herstammende Kulturen von Cosmarium Botrytis, Closterium moniliferum und Mesotaenium Endlicherianum zur Verfügung, die sich in geeigneter Kulturflüssigkeit, wie sie von Pringsheim (7) angegeben wird, bis jetzt gut gehalten und üppig vermehrt haben. Sie standen an einem Nordfenster in zahlreichen Kölbchen verteilt und ließen jede Zygotenbildung vermissen.

Bevor ich daran gehen konnte, die am 1. VIII. bis 2. VIII. 1916 entnommenen und fixierten Zeitproben der drei Arten auf ihre Teilungsperiode hin zu untersuchen, mußte ich mir über den Vorgang der Teilung Kenntnis verschaffen, da z. B. bei Cosmarium keine eingehenderen Beobachtungen vorlagen. Auch die Arbeit von Klebahn (8) über die Keimung von Zygoten von Closterium und Cosmarium bot dafür keine Anhaltspunkte.

Die Untersuchung geschah in der Weise, daß die in Flemmingscher Lösung fixierten, in denselben Glasröhrchen ausgewaschenen, mit H_2O_2 gebleichten und in Alkohol aufbewahrten Mengen von Zellen mit Pipetten auf mit Eiweiß bestrichenen Objektträgern verteilt und hier durch Alkohol festgelegt wurden. So konnten die Zellen auf ihren Objektträgern wie Mikrotomschnitte behandelt, gefärbt, gewaschen usw. werden, wie schon Kauffmann (5, S. 724), es angegeben hatte.

Der ruhende Kern von Cosmarium Botrytis (Fig. 1, Taf. I), zeigt in wasserhellem Grunde einen durch Eisenhämatoxylin sich tiefschwarz färbenden Nucleolus von auffallender Größe. Die ersten Anzeichen einer bevorstehenden Teilung bestehen im Auftreten einer mehr oder minder großen Anzahl von Chro-

matinkugeln, die dem Rande des Nucleolus ringsum eingefügt sind (Fig. 1, 2), wodurch er noch ansehnlich an Größe zunimmt. Nach den Angaben von Kauffmann (5, S. 731) liegen diese Chromatinkörner bei Cylindrocystis frei im Plasma, wie er sie auch zeichnet (lc. Fig. 3, *a—d*); ich habe mich davon nicht überzeugen können, fand jedenfalls bei Cosmarium keine so frei und fern vom Nucleolus verteilten Chromatinkugeln in diesem Stadium. Daß aber das Chromatin ursprünglich nur im Nucleolus vorhanden ist, und daß er es ist, der die Chromosomen liefert, geht ja aus den mikrochemischen Nachweisen bei Kauffmann unzweideutig hervor, und da es sich bei Spirogyra, Zygnema usw. ebenso verhält, ist der Schluß von Kauffmann: »Diese Nucleoproteïdnatur der Nucleolen ist nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen für die ganze Klasse der Konjugaten charakteristisch«, jedenfalls als richtig anzuerkennen.

Darauf geht sehr bald die scharfe Abgrenzung des Kerns verloren und auch der Nucleolus verschwindet; zahlreiche kleine und kleinste Chromatinbröckchen füllen den Ort, wo der Kern lag, gleichmäßig im Plasma verteilt, aus (Fig. 3). Daß sie dem Nucleolus entstammen, ist klar, sie fügen sich dann zusammen und ordnen sich alsbald zu Chromosomen von kurzstäbchenförmiger Gestalt an, deren Zahl überaus groß ist, über 30 konnten gezählt werden (Fig. 4). Diese Stadien finden sich außerordentlich häufig vor, sie sind als Prophasen gezählt. Die eigentliche Metaphase mit in einer Linie angeordneten Chromosomen muß dagegen sehr schnell verlaufen, meist war bereits das Auseinanderrücken der geteilten Chromosomen zu beobachten, so daß die verschiedenen Fig. 5 bis 7 bereits Übergänge zur Anaphase darstellen. Dabei ist die Körnchenplatte zwischen den bis an den Rand der Chromatophoren zurückgewichenen Chromosomen deutlich zu erkennen. Hier erfolgt dann auch die Rekonstruktion der Tochterkerne in eigentümlicher Weise (Fig. 8). Man sieht große durchweg feinst gekörnelte Ballen sich abgrenzen, zwischen denen in der Teilungslinie noch der Körnerstreif erkennbar ist, und in denen eine bisweilen sichtbare schwache Kontur bereits den sich wiederbildenden Nucleolus andeuten möchte. Doch habe ich keinen Fall gefunden, wo nach der Teilung gleich wieder ein einheitlicher Nucleolus auftritt, son-

dern meist waren die auch vor der Teilung häufigen kleineren oder größeren Chromatinkugeln im alsdann wesentlich geschrumpften Kerne in Mehrzahl vorhanden (Fig. 9, 10). Hinzufügen muß ich freilich, daß, so genau auch die Zeichnungen ausgeführt wurden, eventuell die Größenverhältnisse nicht richtig getroffen sind, da sie nicht mit dem Abbe'schen Zeichenapparate ausgeführt werden konnten; nur die Umrisse der Textfiguren sind mit ihm entworfen.

Im Stadium der Anaphase ist das erste Auseinanderweichen der Schalen zu beobachten (Fig. 8), das in der Telophase weitergeht, worauf die Plasmamassen sich sondern (Fig. 9) und mit den einander zugekehrten Kernen an der Front (Fig. 10) zum Auswachsen der Tochterschalen schreiten.

Diese Periode des Auswachsens der Tochterschalen Rücken an Rücken ist für das Leben der Individuen die gefährlichste, da die jungen Schalen weich und wenig widerstandsfähig sind. Es geht ein großer Prozentsatz von Cosmariumzellen während dieser Zeit zugrunde. Ähnlich wie die Häutungsperiode der Krebse sie allen Schädigungen wehrlos preisgibt, ist es auch hier der Fall; die weichen in Bildung begriffenen Schalen gewähren dem Plasma nicht hinreichenden Schutz.

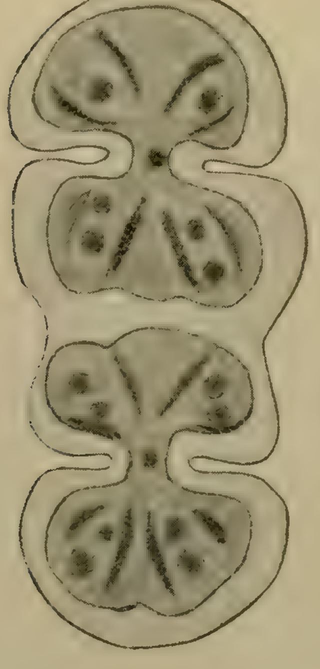


Abb. 1. 666/1.



Abb. 2. 466/1.

Mit diesem Prozeß der Schalenbildung hängen auch einige monströse Formen zusammen, die ich hier beifüge (Abb. 1 und 2). Das Zustandekommen ist ja ziemlich klar. Statt sich zu trennen, bleiben die neuen Schalen aneinander haften und verwachsen völlig zusammen. In Abb. 1 sind beide Zellen vollkommen zur Ausbildung gelangt, nur die Trennung ist unterblieben und die Wandmasse ist an den Grenzstellen der beiden Tochterschalen einheitlich ausgebildet, so daß nur eine geringe Einbuchtung

übrig blieb. In Abb. 2 dagegen sind die Zellen nicht völlig ausgebildet. Die Kernteilung mag sich verspätet haben, denn beide Kerne liegen noch unweit voneinander in der einen Hälfte der großen Gesamtzelle. Auch die Chromatophoren sind noch nicht ganz fertig geworden, wie an der Zahl der Pyrenoide kenntlich wird. Solche Mißbildungen sind nun keineswegs etwa selten, sondern, wie aus der Tabelle hervorgeht in jedem Einzelpräparat mehr oder minder häufig vorhanden. Auch kann diese Bildung weitergehen und man findet dann ganze Zellreihen statt der Einzell-Bildung vor. Die Frage, ob etwa hier ein Rückschlag auf frühere Reihenbildung der Desmidiaceen vorliegt, wie wir eine solche ja für Desmidium noch kennen, oder ob die Möglichkeit einer weiteren Entwicklung hierin gegeben wird, ist nicht zu lösen. Im ersteren Falle wäre es denkbar, daß die Reihenbildung an ihrer eigenen Starrheit zugrunde ging, eine Gefahr, der Desmidium durch die Torsion der Fäden um die eigene Längsachse entgehen konnte. Wahrscheinlich ist mir geworden, daß eine abnorme Entwicklung der Kerne die Schuld tragen dürfte, denn in einem Falle konnte überhaupt nur e i n Kern festgestellt werden, der in der Mitte der großen, weit über die doppelte Größe normaler Cosmariumindividuen aufgebauchten Mittelzelle lag, der beiderseits die Mutterschalen noch aufsaßen wie in Fig. 2. Jedenfalls sieht man hier einen Fall, der zeigt, daß der Umfang der Form Cosmarium Botrytis weiter ist, als er im regelmäßigen Turnus aufzutreten pflegt; die massenhafte Entwicklung in den Kulturgefäßen bei guter Ernährung sorgte dafür, daß auch solche in der Natur vielleicht seltener auftretenden oder früher zugrunde gehenden Ausnahmeformen bekannt wurden.

Hier mögen nun die Tabellen folgen, die die Zeitperiode der Teilungen von Cosmarium Botrytis nachweisen sollen. Es geht daraus hervor, daß Teilungen abweichend von Spirogyra und Zygnema während des ganzen Tages möglich sind, daß aber ein nächtliches Teilungsmaximum vorhanden ist, welches um Mitternacht etwa liegen dürfte zwischen 11 und 1 Uhr und ihm entspricht ein Prozentsatz von 50, so daß jedes zweite Individuum sich in Teilung befand. Wohlgemerkt wurde der Zustand des Zellauswachsens, wo die Kernteilung vorüber ist, be-

Periodizität der Teilungen von Cosmarium Botrytis. 1. VIII.—2. VIII. 1916. Sommerzeit reduziert auf Normalzeit.

Zeit	Individuen-zahl	Ruhe	Pro-phase	Meta-phase	Ana-phase	Telo-phase	Zell-aus-wachsen	Nicht in die Zahlen einbezogene Mißbildungen	Kern-teilungs-summe	Ruhe: Teilung	Prozentsatz der in Teilung befindlichen Individuen.
9 Uhr vormittags	443	380	7	12	13	18	11	12	50	380 : 50	ca. 11 % in Teilung
11 „ „	544	386	55	8	18	15	62	23	96	386 : 96	ca. 18 % „ „
1 „ mittags	500	404	9	8	4	5	75	7	26	404 : 26	ca. 5 % „ „
3 „ nachmittags	475	382	14	2	3	6	68	10	25	382 : 25	ca. 5,2 % „ „
5 „ „	537	441	54	8	5	4	16	9	71	441 : 71	ca. 13 % „ „
7 „ abends	538	106	67	6	17	18	324	15	108	106 : 108	ca. 20 % „ „ und 60 % in Zellbildung
9 „ „	506	218	148	13	16	7	24	12	184	298 : 184	ca. 36 % in Teilung
11 „ „	509	257	126	37	15	35	39	1	213	257 : 213	ca. 42,6 % „ „
1 „ nachts	484	230	209	5	15	15	10	14	244	230 : 244	ca. 50 % „ „
3 „ „	522	279	62	21	17	38	96	9	138	279 : 138	ca. 26 % „ „ wohl zu niedrige Zahlen; das Gläschen war zeitweise ausgetrocknet gewesen, Kernstadien schlecht zu erkennen.
5 „ morgens	442	212	94	13	16	15	92	10	138	212 : 138	ca. 30 % in Teilung
7 „ vormittags	508	387	33	27	20	28	10	3	108	387 : 108	ca. 20 % „ „
			878	160	159	204	827				

sonders aufgeführt, und nur die Kernteilung in diese 50 % einbezogen. Binnen welcher Zeit nun die in Kernteilung befindlichen Formen die gefährliche Periode des Zellauswachsens überwinden, geht aus den Zahlen für 7 Uhr abends hervor, wo gar 60 % in der Ausbildung der Tochterschalen begriffen sind. Es dürfte sich also ähnlich verhalten, wie Lutman für Closterium angibt, wo die Zellbildung nach der nächtlichen Kernteilung um 9 Uhr abends vollendet ist. Um diese Zahlen zu gewinnen und dem Prozentsatz eine gewisse Sicherheit zu verleihen, mußte eine möglichst große Individuenzahl zugrunde gelegt werden, doch war es mir nicht möglich mehr als 440—540 für jede zweite Stunde des Tages zu bewältigen. Die Übersicht zeigt nun, daß dem nächtlichen Maximum ein auf die gleichlautenden Tageszeiten fallendes Minimum entspricht, das sich von 12—3 etwa erstrecken dürfte, und von diesem Minimum ab ist ein regelmäßiges Ansteigen von 5% auf den zehnfachen Betrag des Maximums zu beobachten, wie auch wieder der Abstieg bis zum Minimum folgt usw.

Somit gewinnt man den Eindruck, daß tatsächlich der Satz von Sachs (9) vollkommene Gültigkeit besitzt: »Es ist, wie ich glaube ein allgemeines Gesetz, ... daß die chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane diejenige Form und Stellung annehmen, durch welche sie für das Auffangen der Sonnenstrahlen in die günstigste Lage versetzt werden, wogegen die zur Neubildung von Organen oder Geweben bestimmten Teile des Pflanzenkörpers sich durch verschiedenartige Umhüllungen gegen den unmittelbaren Einfluß des Lichtes schützen, und wo dieses bei der Einfachheit und Durchsichtigkeit der Pflanze nicht tunlich ist, da scheint in gleichem Sinne eine zeitliche Verteilung derart stattzufinden, daß am Tage die Stoffbildung, in der Nacht die Neubildung der Zellen sich vollzieht,« —. Der erste Teil des Satzes konnte in der früheren Arbeit (1) »Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode« erwiesen werden, hier folgt der Beweis für die Gültigkeit des zweiten Teiles in aller Form.

Um nun nicht auf halbem Wege stehen zu bleiben, wurden in derselben Weise auch Closterium und Mesotaenium herangezogen. Die Zell- und Kernteilung von Closterium ist in der genannten Arbeit von Lutman (4) ziemlich genau beschrieben und meine

Beobachtungen stimmen im Wesentlichen mit den seinigen überein. Fig. 11 zeigt den noch ruhenden Kern, in dem der riesige Nucleolus mit einigen Chromatinauswüchsen am Rande stark zu überwiegen scheint. In Fig. 12 ist der Kern angeschwollen und die Chromosomenbildung eingeleitet, in deren Entwicklung der Nucleolus, ebenso wie bei Cosmarium, Spirogyra, Cylindrocystis u. a. völlig aufgeht. Die Metaphase Fig. 13 zeigt die in der Mittellinie versammelten Chromosomen und die feinen Spindelfasern, die nach dem Auseinanderziehen der Tochterchromosomen noch deutlich bleiben (Fig. 14, 15), und auch die Körnchenplatte in der Mittellinie aufweisen. Die Chromosomen ziehen sich dann an die Grenze der Chromatophoren zurück und in ähnlicher Weise, wie es bei Cosmarium der Fall war, tritt eine sehr feinkörnige Masse als Grundlage der neuen Kerne auf (Fig. 16). Diese verdichten sich alsbald und kehren nach etwaigen Formänderungen, von denen Fig. 18 eine der zur Beobachtung gelangten wiedergibt, in ihre rundlichovale Ausgangsform zurück. Bald nach der Anaphase beginnt entsprechend der Lage der Körnchenplatte das Einschneiden der Trennungswand ringsum (Fig. 16), die alsbald die beiden neuen Zellen voneinander trennt, worauf jede die verlorene Spitze mehr oder weniger schnell zu ergänzen bestrebt ist.



Abb. 3. 500/1.

Merkwürdigerweise ist auch in diesem Falle eine auf das unregelmäßige Verhalten der Kerne zurückführbare abnorme Entwicklung zu beobachten, die freilich nicht zu weitergehenden Formen zu führen vermag. Es ist in zahlreichen Fällen beobachtet, daß die Trennung der Zellen auf Schwierigkeiten stößt und sie lange aneinander hängen bleiben, wobei dann eine leichte Umbiegung der Spitze vorkommt (Abb. 3). Dabei geht aber stets die eine der beiden Tochterzellen zugrunde, nur eine von ihnen kommt also bei der Teilung zur Entwicklung. Die Ursache dafür dürfte in ungleicher Teilung der Chromatinmasse des Kernes liegen, wie eine solche in Fig. 17, Taf. I,

Periodizität der Teilungen von Closterium moniliferum, 1. VIII. zu 2. VIII. 1916. Sommerzeit reduziert auf Normalzeit.

Zeit	Individuenzahl	Ruhe	Prophase	Metaphase	Anaphase	Telophase	Zellauswachsen	Mißbildungen	Kernteilungssummen	Ruhe : Teilung	Prozentsatz der in Teilung befindlichen Zellen
8 Uhr vormittags	513	412	14	4	1	3	79	1	22	412 : 22	22 : 513 = 4,4 %
10 „ „	509	407	6	5	2	5	84	1	18	407 : 18	18 : 509 = 3,6 %
12 „ mittags	425	353	8	8	2	2	52	—	20	353 : 20	20 : 425 = 4,8 %
2 „ nachmittags	507	359	7	1	—	—	140	—	8	359 : 8	8 : 507 = 1,6 % Maximum des Zellauswachsens 140 : 507 = 27,6 %
4 „ „	529	435	3	2	—	1	88	—	6	435 : 6	6 : 529 = 1,1 %
6 „ „	527	476	10	3	3	4	31	—	20	476 : 20	20 : 527 = 3,8 %
8 „ abends	557	485	20	4	2	4	42	—	30	485 : 30	30 : 557 = 5,4 %
10 „ „	525	457	30	1	2	5	30	1	38	457 : 38	38 : 525 = 7,2 %
12 „ nachts	554	457	31	15	1	7	43	1	54	457 : 54	54 : 554 = 9,7 %
2 „ „	451	363	20	5	2	6	55	1	33	363 : 33	33 : 451 = 7,3 %
4 „ „	556	468	25	7	2	4	47	—	38	468 : 38	38 : 556 = 6,9 %
6 „ morgens	433	363	16	7	3	1	44	—	27	363 : 27	27 : 433 = 6,4 %

dargestellt wird. In der Anaphase ist hier zu erkennen, daß die überwiegende Chromatinmasse der einen Tochterzelle zufällt, während die andere nur etwa $^1/_4$ davon erhalten dürfte. Darauf glaube ich das häufige Fehlschlagen einer der Tochterzellen zurückführen zu können. Eine bleibende Veränderung, wie bei Cosmarium, konnte also hier nicht eintreten.

Die umstehende Tabelle zeigt nun die Verteilung der Teilungen auf die verschiedenen Tages- und Nachtzeiten. Die Gesamtzahl der Teilungen ist in diesen Kulturen zur gleichen Zeit, wo Cosmarium so zahlreiche besaß, verhältnismäßig gering, doch läßt sich das nächtliche Maximum auch hier auf 12 Uhr feststellen, während das tägliche Minimum auf 2 Uhr entfällt. An- und Absteigen ist von auffallender Regelmäßigkeit. Teilungen fehlen also zu keiner Tageszeit ganz, aber das nächtliche Überwiegen, wie es schon Lutman betont hatte, ist recht charackteristisch. Gerade zur Zeit des Minimums der Kernteilungen ist dagegen das Maximum von in Ausbildung ihrer einen Hälfte begriffenen Zellen zu beobachten, die ja nach Lutman's schon aufgeführten Angaben bis abends 9 Uhr ihr Wachstum vollenden werden.

Endlich stand noch Mesotaenium Endlicherianum zur Verfügung. Die Zellen sind zylindrisch, meist leicht gekrümmt, sie besitzen zwei Chromatophoren in Form median gestellter Platten, die ebenso wie bei Mesocarpus nach der Lichtintensität ihre Lage um die Längsachse drehen können Fig. 19, 20, 21. Jeder Chromatophor enthält meist ein großes Pyrenoid. Der Kern liegt in der Zellmitte zwischen beiden Chromatophoren, er ist kugelrund und führt einen verhältnismäßig kleinen Nucleolus. Auch hier findet eine, wenn auch spärlichere Vermehrung der Nucleolussubstanz vor Beginn der Teilung statt (Fig. 20, 22). Metaphase und Anaphase (Fig. 23, 24) zeigen nichts besonderes. Die Chromatophoren beginnen schon früh mit ihrer Verlängerung und schieben über einander hinaus, den Kern aus der Mitte verdrängend (Fig. 20). Es tritt dann auch bald Verdoppelung der Pyrenoide ein und die Zellen schnüren sich in der Mitte ringsum durch. Nur der Kern hält noch während der beginnenden Telophase zusammen, die Chromatinmassen liegen einander genähert (Fig. 25). Sobald die neuen Kerne ihre Mem-

Periodizität der Teilungen von Mesotaenium Endlicherianum Näg. 1. VIII.—2. VIII. 1916. Sommerzeit reduziert auf Normalzeit.

Zeit	Individuenzahl	Ruhe	Prophase	Metaphase	Asaphase	Telophase	Zellenpaare	Mißbildung	Teilungen und Zellenpaare	Ruhe, Teilungen	Prozentsatz der in Teilung befindlichen Zellen
8 Uhr morgens	510	505	3	—	1	—	1	1	6	505: 6	510: 6 = 1,18%
10 „ „	532	527	1	—	—	1	3	1	6	527: 6	532: 6 = 1,11%
12 „ mittags	581	579	—	—	—	—	2	—	2	579: 2	581: 2 = 0,34%
2 „ nachmittags	535	528	—	2	—	1	3	1	7	528: 7	535: 7 = 1,3%
4 „ „	522	520	1	—	—	1	—	—	2	520: 2	522: 2 = 0,38%
6 „ „	521	517	—	—	—	—	4	—	4	517: 4	521: = 40,76%
8 „ abends	541	519	10	—	—	—	21	—	31	519: 31	541: 31 = 5,7%
10 „ „	576	473	55	—	—	—	47	1	103	473: 103	576: 103 = 18,19%
12 „ nachts	522	504	3	4	—	—	11	—	18	504: 18	522: 18 = 3,46%
2 „ „	509	485	2	—	—	—	22	—	24	485: 24	509: 24 = 4,71%
4 „ „	590	574	—	—	—	1	15	—	16	574: 16	590: 16 = 2,71%
6 „ morgens	521	479	3	—	2	4	15	—	24	497: 24	521: 24 = 4,6%

bran geschlossen haben, fallen die Zellen auseinander. Von eigentlichem Zellauswachsen kann hier demnach kaum mehr die Rede sein, in den großen Zellmengen am Boden der Kulturgefäße liegen alle möglichen Größen durcheinander. Der ganze Teilungsvorgang spielt sich hier in sehr kurzer Zeit ab und Bilder, wie Fig. 25, müssen mit in die Teilungsschritte einbezogen werden. Die folgende Tabelle gibt die Teilungsperiodizität wieder und zeigt, daß bald nach Sonnenuntergang der Prozeß einsetzt und in kurzer Zeit den Höhepunkt schon um 10 Uhr abends erreicht, bis nachts 2 Uhr und bis zum Hellwerden hält dann die stärkere Teilungsneigung unter starken Schwankungen an, um am ganzen übrigen Tage auf einem Minimum zu verharren. Das Licht wirkt hier also stärker hemmend ein als bei irgendeiner anderen der beobachteten Formen der Desmidiaceen.

Weitere Versuche, die Teilungszeiten zu verschieben, sind bei Desmidiaceen nicht angestellt. Da bei allen Formen die Teilungen sich über den ganzen Tag, wenn auch in stark vermindertem Maße, erstrecken, so wäre es natürlich möglich gewesen, durch Änderungen der Belichtungs- und Verdunkelungszeiten eine Verschiebung des Teilungsmaximums zu erzielen, da es sogar bei der am meisten an die bestimmte Zeit um Mitternacht gebundenen Spirogyra erreicht werden konnte; doch war Neues demgegenüber nicht zu erwarten.

Man wird das Resultat verallgemeinern dürfen und ohne Übertreibung sagen können, daß (mindestens bei den gesamten Konjugaten) die vegetativen Zellen sich derart angepaßt haben, daß sie, solange das Tageslicht ihnen zu Gebote steht, den Zellmechanismus einseitig auf Assimilation der CO_2 und Aufspeicherung chemischer Energie verwenden, die sie in der Nacht zum großen Teil zum Zwecke ihrer Vermehrung wieder ausgeben müssen. Sie sind auf diesen Wechsel ihres Betriebes derart eingestellt, daß das Tageslicht die Zell- oder besser die Kernteilung hemmt, die nächtliche Dunkelheit sie befördert. Das allgemeine Gesetz, wie Sachs es formuliert hat, dürfte damit in weiterem Rahmen endgültig bewiesen sein.

Halle, September 1917.

Literatur.

1. Karsten, G., Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. Zeitschr. f. Bot. **7**, 1. 1915.
2. Strasburger, E., Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl. 1880. S. 171.
3. Gerassimoff, J., Über die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten. Bull. de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou. 1892. 1.
4. Lutman, B. F., Cell and nuclear division in Closterium. Bot. gaz. 1911. **51**, 401.
5. Kauffmann, H., Über den Entwicklungsgang von Cylindrocystis. Zeitschr. f. Bot. **6**, 712. Jena 1914.
6. Kurssanow, L., Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei Zygnema. Flora. N. F. **4**, 65. Jena 1911.
7. Pringsheim, E., Kulturversuche mit Chlorophyllführenden Mikroorganismen. F. Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. **11**, 405. 1913.
8. Klebahn, H., Studien über die Zygoten I. Keimung von Closterium und Cosmarium. Pringsh. Jahrb. **22**, 415. 1891.
9. Sachs, J., Experimentalphysiologie in Hofmeisters Handbuch der physiolog. Botanik. **4**, S. 30. Leipzig 1865.

Tafelerklärung.

Die Figuren sind, wo es nicht anders bemerkt ist, mit Zeiß Apochromat 2 mm Oc. 12 beobachtet worden.

Fig. 1—10. Cosmarium Botrytis.

1. Kern in Ruhe mit großem Nucleolus.
2. Kern mit zahlreichen Chromatinkörnern am Nucleolus.
3. Schwinden der deutlichen Kerngrenze und Verbreitung kleinerer Chromatinkörnchen im mittleren Plasmaraum der Zelle.
4. Sammlung der Chromatinkörnchen zu Chromosomen und Beginn der Metaphase.

5.—6. Stadien der Metaphase und Anaphase. 5. Apochr. 2 mm oc. 8.

7. Kernplatte.
8. Anaphase. Feinstverteiltes Chromatin im ganzen stark angeschwollenen Tochterkern. Lockerung der Schalenhälften.

9.—10. Telophasen. Chromatin in Körnergruppen. Beginn des Auseinanderweichens der Schalenhälften. 10. Apochr. 2 mm oc. 18.

Fig. 11—18. Closterium moniliferum.

11. Kern in Ruhe mit viel Chromatinkörnern im Nucleolus.
12. Chromosomenbildung.

13.—15. Meta- und Anaphasenstadien. 13. Apochr. 2 mm oc. 18.

16. Bildung der Tochterkerne, Beginn der Telophase mit noch deutlicher Kernplatte.

17. Unregelmäßige Anaphase, cf. Textbild 3.
18. Telophase und Wandbildung.

Fig. 19—25. Mesotaenium Endlicherianum.

19.—20. Zelle in Ruhe.
21. Querschnitt der Zelle mit Chlorophyllplatte in der Mediane.
22. Beginn der Chromosomenbildung.
23.—24. Metaphasenstadien.
25. Anaphase, Übergang zur Telophase, Zelltrennung bis auf die Kerne bereits durchgeführt.

Besprechungen.

Klebs, G., *Zur Entwicklungsphysiologie der Farnprothallien. 2. und 3. Teil.*

Sitzgsber. d. Heidelberger Akad. d. Wissensch. Math.-nat. Kl. 1917.

Nachdem der Verf. im ersten Teil nachgewiesen hat[1], daß die Entwicklungsstufe, bis zu der es die Farnprothallien bringen, von der Lichtmenge abhängt, die ihnen geboten wird, wendet er sich nun dem Einfluß der Strahlen verschiedener Brechbarkeit zu. Dieser Einfluß erwies sich als recht tiefgehend, so daß die Arbeit einen beträchtlichen Umfang erhielt, dem aber auch die Ergebnisse an Bedeutung entsprechen.

Als Material wurden ausschließlich die Sporen von Pteris longifolia benutzt, die im Dunkeln nur vereinzelt auskeimen. Um farbiges Licht zu erhalten, wurden Farbfilter verwendet, und zwar die Schottschen Gläser: das Rotfilter, das Blaufilter und Uviolglas, ferner ein Rotglas und ein Blauglas des Handels. Sie wurden teils zum Bedecken lichtdichter Kästchen, teils zur Herstellung von Glaskästen und Gewächshäuschen größeren Maßstabes verwendet. Schließlich wurden zur Prüfung der Wirkung schmalerer Spektralbezirke auch farbige Lösungen herangezogen. Zur Beleuchtung diente Sonnenlicht, eine Osramlampe von 1000 und eine von 10 H. K., sowie teilweise eine Quarzquecksilberlampe.

Der Einfluß der Lichtfarbe machte sich bei der Keimung und bei der weiteren Entwicklung in verschiedener Weise bemerkbar. Im roten Lichte war die Keimung gefördert, im blauen unterblieben selbst die vereinzelten Keimungen, die im Dunkeln stattfinden. Im roten Lichte entstanden lange, wenigzellige Keimfäden, im blauen bildeten angekeimte Sporen oder Keimfäden kurze, mehrzellige Prothallien. Werden im roten Licht entstandene Keimfäden in blaues gebracht, so beginnen sehr bald Quer- und dann Längsteilungen. Werden im blauen Licht erwachsene Prothallien in rotes gebracht, so wachsen Endzellen zu langen Keimfäden aus. Gegenüber diesen scharfen Gegensätzen trat die Bedeutung der Lichtintensität stark zurück. Die mittleren Spektral-

[1]) Vgl. die Besprechung im laufenden Jahrgang dieser Zeitschrift, S. 74.

farben gelb und grün stehen in ihrer Wirkung zwischen rot und blau und nähern sich den an Wellenlänge näheren Farben. Ultraviolette Strahlen hemmten nur das Wachstum.

Was den gleichzeitigen Einfluß von Temperatur und Lichtfarbe anbelangt, so bewirkte im roten Lichte die Zunahme der Wärme von 20 auf 30^0 eine beträchtliche Erhöhung der Streckung, während im blauen Licht das geringe Längenwachstum durch Temperaturerhöhung nicht gesteigert werden konnte und die Prothallienbildung gestört war.

Aus seinen Ergebnissen zieht nun der Verf. theoretische Folgerungen, die sich schwer kurz wiedergeben lassen. Er unterscheidet zunächst den Einfluß des Lichtes, der sich in der Erzeugung organischer Substanzen äußert, als die trophische Wirkung von dem Einfluß auf das Wachstum, der blastischen Wirkung des Lichtes. Die letztere führt er auf die photochemische Erzeugung eines Katalysators zurück. Danach wäre der Beginn der Sporenkeimung an die Entstehung eines Katalysators gebunden, der nur in den wenigen Dunkelkeimern primär vorhanden ist, durch rotes Licht unabhängig von der CO_2-Assimilation erzeugt, durch blaues in seiner Wirkung gehemmt würde. Beim weiteren Wachstum nimmt der Verf. zwei sich entgegenarbeitende Faktoren an, Streckung und Teilung. Im roten Licht ist die CO_2-Assimilation, also die trophische Wirkung, durch Anhäufung von Kohlehydraten auf die Förderung der Zellteilung gerichtet, gleichzeitig aber die blastische auf den entgegengerichteten Vorgang der Streckung. Das Ergebnis hängt von der Lichtmenge ab, so daß Erhöhung der Helligkeit die Entstehung eines Meristems fördert, Herabsetzung das Auswachsen zu Keimfäden. Im blauen Licht arbeiten trophische und blastische Einflüsse zusammen auf Zellteilung durch Erhöhung der Kohlehydratkonzentration und Hemmung der Streckung. Daher kann blaues Licht auch bei sehr geringer Intensität keine Vergilbung bewirken.

Vielleicht erschließen diese Ergebnisse auch das grundsätzliche Verständnis für die Etiolementserscheinungen bei höheren Pflanzen, bei denen durch den Vorrat an plastischem Material die Vorgänge etwas anders erscheinen.

Der dritte Teil der Klebsschen Arbeit stellt die an Pteris longifolia gefundenen Ergebnisse über den Einfluß des farbigen Lichtes auf die Entwicklung der Prothallien durch die Untersuchung weiterer Arten auf eine breitere Grundlage. Dabei zeigt sich, daß die meisten Arten von der erst untersuchten nicht wesentlich abweichen. Ihnen stehen aber eine Anzahl gegenüber, die sich etwas anders verhalten.

Bei Gymnogramme chrysophylla und Lygodium japonicum wurde im Dunkeln etwas reichlichere Keimung beobachtet als bei Pteris longifolia, und zwar ist hier ein merklicher Einfluß der Temperatur hervor-

zuheben. Ebensogut wie im Licht keimten im Dunkeln die Sporen von Pteridium aquilinum; doch ist auch hier nur bei einer bestimmten Temperatur von etwa 20^0 die Keimung so allgemein wie im Hellen, wo die Temperaturgrenzen viel weiter gezogen sind.

Der Einfluß des farbigen Lichtes entsprach gleichfalls bei den meisten der untersuchten Arten dem bei Pteris longifolia gefundenen. Hier wichen nur Osmunda regalis und wiederum Pteridium aquilinum von der Regel ab. Das erstere wurde hinter allen Lichtfiltern zur Keimung angeregt, das letztere auch von farbigem Licht nicht wesentlich beeinflußt. Bei gewissen Arten hatte das kurzwellige Licht einen verschieden starken Einfluß, indem die Keimung je nach der Spezies in ihm ganz vereinzelt bis beinahe zu 100% auftrat. Die Art des Wachstums in farbiger Beleuchtung war im allgemeinen ebenso wie bei Pteris longifolia. Hier machte nur wieder Osmunda regalis eine Ausnahme, das in allen Spektralbezirken imstande ist, Prothallien zu bilden.

Bei einem Vergleich der Vergeilung höherer Pflanzen mit den an Prothallien beobachteten Erscheinungen betont Verf., daß der Einfluß der Kohlensäure-Assimilation unterschätzt worden sein dürfte. Obgleich im weißen Lichte ohne Kohlensäure keine Vergeilung eintritt, deutet doch deren Zustandekommen in vorwiegend langwelligen Strahlen bei CO_2-Mangel darauf hin, daß diesem Faktor eine Bedeutung zukommt. Danach würde die Vergeilung, d. h. »die Bildung langgestreckter, wenigzelliger Keimfäden« hervorgerufen: 1. Durch die Ausschaltung der durch kurzwellige Strahlen bewirkten Hemmung; 2. Durch die auf die Streckung hinwirkende photoblastische Wirkung langwelligen Lichtes; 3. Durch die Verminderung der Kohlensäureassimilation. Ähnlich dürften die Verhältnisse bei höheren Pflanzen liegen.

Eine fast allgemein gültige Regel läßt sich auch für den Einfluß des farbigen Lichtes auf die Längs- und Querteilung aussprechen. Die erstere entspicht einer höheren Entwicklungsstufe und bildet einen Vorläufer für die Prothallienbildung. Rotes Licht fördert die Streckung, hindert aber die Zellteilung. Blaues Licht wirkt auf Teilungen hin. Je stärker das Licht, desto mehr treten Längsteilungen auf. Auch hier gibt es aber Ausnahmen. So finden in den Keimlingen von Osmunda regalis unabhängig von der Beleuchtung Längsteilungen statt, doch bewirkt immerhin die Stärke des Lichtes eine Verschiedenheit. In schwacher Beleuchtung entstehen schmale Prothallien, vorwiegend mit Querteilungen, aber auch bei Stickstoffmangel erfolgt (ähnlich wie bei gewissen Algen) eine Art Vergeilung. Besonderer Erwähnung bedürfen noch die Verzweigungen der Prothallien, die bei Pteridium aquilinum, aber nur in Licht mittlerer Stärke auftreten können.

In einem weiteren Teil der Arbeit soll der Einfluß von Feuchtigkeit, Nährsalzgehalt und dergleichen auf die Entwicklung der Farnprothallien behandelt werden. E. G. Pringsheim.

Otto, H., Untersuchungen über die Auflösung von Zellulose und Zellwänden durch Pilze.

Beitr. z. allgem. Bot. (G. Haberlandt.) 1916. **1,** 190—260. 1 Doppeltaf.

Daß zahlreiche Bakterien echte Zellulose aufzulösen und als Kohlenstoffquelle zu verwerten vermögen, ist mit Sicherheit bekannt, für die holzbewohnenden Hymenomyzeten, wie Polyporus, Merulius, wird dieselbe Fähigkeit als wahrscheinlich angenommen. Widersprechend waren bis jetzt die Angaben über das Verhalten von humusbewohnenden Fadenpilzen, und eine Reihe von solchen hat der Verf. nun genau geprüft. Besondere Aufmerksamkeit wendete er dabei an der Hand der Schwalbeschen Zellulosemonographie der chemischen Beschaffenheit der verschiedenen als Zellulose bezeichneten Materialien zu. Er bietet seinen Versuchspflanzen folgende Formen von Zellulose: 1. Natürliche, unveränderte (?) Zellulose in den Bastfasern der Linde, in Schnitten aus den Blättern von Clivia und aus dem Stengel von Impatiens glanduligera, und in Blattstücken von Sambucus. 2. Natürliche tierische Zellulose aus dem Mantel der Tunikate Phallusia mamillata. Die genannten pflanzlichen und tierischen Gewebe wurden behutsam, vorzugsweise mit Javellescher Lauge, gereinigt, so daß eine chemische Veränderung der Membransubstanzen sich nicht nachweisen ließ. 3. Hydratzellulose, mit etwas mehr hygroskopisch gebundenem Wasser als unveränderte Zellulose, als Filtrierpapier und als Leinenfaser. 4. Hydrozellulose, mit chemisch gebundenem Wasser, aus Filtrierpapier hergestellt, brüchig. 5. Oxyzellulose, aus Leinenfaser hergestellt, sehr brüchig und mürbe. 6. Gemischte, d. h. Hydro- und Oxyzellulose enthaltende echte Zellulose in Form von aus Baumwolle hergestellter Verbandwatte. 7. Hydratzellulose in Gelform, nämlich aus Watte gewonnene Zellulosegallerte. Neben diesen Formen von echter Zellulose 8. zwei Typen von Hemizellulosen, nämlich Schnitte aus dem Endosperm des Kaffees und der Dattel. 9. Verholzte Membranen in Schnitten aus Lindenholz. 10. Verkorkte Zellhäute in Schnitten aus Flaschenkork.

Die genannten Zellulosepräparate wurden entweder in rein mineralischer Nährlösung, mit salpetersaurem oder phosporsaurem Ammon als Stickstoffquelle, geboten, oder aber mit organisch gebundenem Stickstoff (Glykokoll, Asparagin, Pepton) oder mit wechselnden Mengen von Glukose oder Malzextrakt.

Die geprüften Pilze gediehen teilweise mit Zellulose als einziger Kohlenstoffquelle recht gut, wobei die Zellulosehäute unregelmäßig korrodiert und oft schließlich vollkommen aufgelöst wurden. Mazerierung der Gewebe, wenn solche dargereicht werden, sagt noch nichts über die Auflösung der Zelluloseschichten, weil mitunter die Pektinstoffe der Mittellamellen auch durch solche Pilze herausgelöst werden, die außer Stande sind, die Zellulose anzugreifen.

Gegenüber sämtlichen Formen von echter Zellulose (Nr. 1 bis 7) verhielt sich ein und derselbe Pilz jeweils gleich. Entweder wurden alle echten Zellulosen aufgelöst, oder es wurde keine angegriffen. Weiter glaubt der Verf. gefunden zu haben, daß gar keine Beziehung zwischen dem Verhalten seiner Pilze gegenüber den echten Zellulosen und dem gegenüber den beiden Endospermhemizellulosen bestehe. Nun soll aber die Kaffee-Reservezellulose nach ihrem chemischen Verhalten eine Mittelstellung zwischen echten Zellulosen und typischen Hemizellulosen, wie z. B. der der Dattel, einnehmen, und die geringe innere Wahrscheinlichkeit der Angabe des Verf.s veranlaßte den Ref. die experimentellen Daten tabellarisch zusammenzustellen. Dabei stellte sich eine deutliche Gesetzmäßigkeit heraus, wie die Tabelle zeigt. Ein Pluszeichen bedeutet Auflösung durch den Pilz, ein Minuszeichen Fehlen der Auflösung; bei ? ist keine Angabe vorhanden.

Name des Pilzes	Echte Zellulosen	Kaffee-Endosperm	Dattel-Endosperm	»Hadromal«
1. Stemphylium macrosporoideum .	+	+	+	+
2. Mycogone sp.	+	+	+	+
3. Stachybotrys alternans	+	+	+	+
4. Penicillium (Macrosporium) I . .	+	+	+	—
5. „ „ II .	+	+	—	—
6. Trichoderma lignorum	+	+	—	+
7. Botrytis cinerea	+	+	—	—
8. Cladosporium (Hormodendron) II	+	+	—	+
9. Aspergillus niger	—	+	+	+
10. „ II	—	—	+	+
11. Pyronema confluens	—	+	?	—
12. Trichothecium roseum	—	+	—	+
13. Penicillium III	—	—	—	—
14. Cladosporium herbarum	—	—	?	+
15—18. Mucor I—IV	—	—	?	+
19. Rhizopus nigricans	—	—	?	+

Alle Pilze, welche die echten Zellulosen angreifen, lösen auch die atypische Hemizellulose des Kaffees auf (Nr. 1 bis 8), ein Teil von

ihnen (Nr. 1 bis 4) auch noch die Hemizellulose der Dattel. Wenn dagegen ein Pilz echte Zellulose nicht zu lösen vermag, dann kann ihm allerdings die Hemizellulose des Kaffees (Nr. 11, 12) oder die der Dattel (Nr. 10) oder beide (Nr. 9) zugänglich sein. Keine der geprüften Membransubstanzen vermögen Penicillium III, Cladosporium herbarum und die fünf Mucorineen anzugreifen.

Aus den verholzten Membranen lösen alle untersuchten Pilze mit Ausnahme von Penicillium I bis III, Botrytis und Pyronema die Substanzen heraus, die die Rotfärbung mit Phlorogluzin-Salzsäure bedingen (Czapeks »Hadromal«). Der Rest ist dann keinem der Pilze mehr zugänglich. Augenscheinlich behält die Membran noch Stoffe, die die Zellulosegrundlage vor den Angriffen der Pilze schützen. Ganz intakt bleiben überall die Kutinschichten der Epidermen und die Korkmembranen des Eichenperiderms.

Die aus den Pilzrasen isolierten Enzyme, die als Zellulasen bzw. Hemizellulasen zu bezeichnen sind, zeigen kräftiges Lösungsvermögen gegenüber den entsprechenden Membranstoffen. Die Enzymproduktion steht hier wie in anderen schon bekannten Fällen unter dem regulierenden Einfluß der Nahrung: durch reichliche Darbietung von gelösten Kohlehydraten, z. B. von 6% Glukose oder 5% Malzextrakt, kann die Zellulose vor der Auflösung geschützt, also die Bildung bzw. Ausscheidung der Enzyme regulatorisch verhindert werden. Renner.

Paravicini, E., Untersuchungen über das Verhalten der Zellkerne bei der Fortpflanzung der Brandpilze.

Ann. mycol. 1917. **15,** 57—96. 6 Taf.

Nachdem das Zustandekommen der Kernpaare bei den Ustilagineen durch Rawitscher im Prinzip aufgeklärt war, blieb für die Einzeluntersuchung noch ein weites Feld zur Bearbeitung übrig. Erstrecken sich doch Rawitschers Untersuchungen nur auf zwei Gattungen und findet innerhalb der einen Gattung Ustilago die Kernpaarung an so verschiedenen Stellen im Entwicklungszyklus statt, daß sich über das Verhalten anderer Arten und Gattungen nichts Sicheres voraussagen ließ. Der Verf. hat unsere Kenntnisse in verdienstvoller Weise erweitert. Er hat 13 Arten der Gattung Ustilago untersucht, ferner Tilletia Tritici, Entyloma Calendulae, Urocystis Anemones und Urocystis Violae. Die Angaben Rawitschers werden bestätigt, abgesehen von einer kleinen Korrektur, die dadurch hervorgerufen wurde, daß R. mit der alten Sammelspecies Ust. Carbo, die in eine Reihe biologisch und auch morphologisch verschiedener Arten aufzuteilen ist, operiert hat wie mit

einer einheitlichen Art. Bestätigt wurde auch das zuerst von Dangeard gewonnene Ergebnis, daß die jungen Brandsporen zweikernig sind und die beiden Kerne später verschmelzen.

Ganz allgemein läßt sich sagen, daß überall da, wo Kopulationskanäle im Sinne de Barys auftreten, diese den Übertritt eines Kerns vermitteln, so daß eine paarkernige Zelle entsteht. Die Annahme de Barys, daß derartige Zellverbindungen sexueller Natur sind, besteht also völlig zu Recht und Brefelds Polemik dagegen hat sich als gegenstandslos erwiesen. Im einzelnen kann die Kopulation in verschiedener Weise vor sich gehen, nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern meist auch bei ein und derselben Form. Schon aus Brefelds Untersuchungen ist bekannt, daß bei Ustilago zwei Promycelzellen sich verbinden können und zwar entweder zwei benachbarte oder zwei durch eine bis mehrere dazwischenliegende Zellen getrennte. Im ersteren Falle entstehen kurze hufeisenförmige Kopulationskanäle, die gewöhnlich Schnallen genannt werden. Da sie mit den Schnallen der höheren Basidiomyceten nichts zu tun haben, sollte diese irreführende Bezeichnung aufgegeben werden. Brefeld hat ferner gezeigt, daß außerdem verschiedene Promycelien kopulieren und daß auch Konidien miteinander verschmelzen können. In allen diesen Fällen findet also Kernpaarung statt. Wo Kopulationskanäle fehlen, wie bei Urocystis anemones, da paaren sich die Kerne in der Weise, daß zwischen zwei benachbarten Zellen die Querwand zum Teil aufgelöst wird und der Inhalt einer Zelle in die andere überwandert. — In allen vom Verf. untersuchten Fällen traten Kernpaare ziemlich frühzeitig auf. Der von Rawitscher beobachtete Fall (Ustilago Maydis), in dem das Mycel lange aus Einkernhyphen besteht und die Kernpaarung erst ziemlich kurze Zeit vor der Brandsporenbildung in der Wirtspflanze eintritt, dürfte also eine Ausnahme sein. Es ist allerdings nicht zu vergessen, daß die Kopulation in hohem Maße von den Außenbedingungen abhängt und auch in der Kultur außerhalb der Nährpflanze durch geeignete Ernährung lange hinausgezögert bzw. verhindert werden kann.

Bei der Vermehrung der ersten Paarkernzelle resultieren stets wieder zweikernige Zellen. Die neu entstandenen Kernpaare kommen nach der Angabe des Verf.s nun zunächst durch konjugierte Teilung zustande. In späteren Stadien dagegen geht die Möglichkeit der konjugierten Teilung nach Ansicht des Verf.s im allgemeinen verloren, weil dann die beiden Kerne meist nicht nahe beisammen, sondern an den beiden Polen der Zelle liegen. Vor der Sporenbildung sollen dann oft Zellen mit mehreren Kernpaaren, die wieder durch konjugierte Teilung zustandekommen, entstehen. Ref. muß gestehen, daß er das Ausbleiben

der konjugierten Kernteilung in den auf einen Kopulationsakt zurückgehenden zweikernigen Zellen für sehr unwahrscheinlich hält. Könnten nicht die beiden an den Zellenden befindlichen Kerne vor der Teilung einander entgegenwandern, zumal solche Kernwanderungen auch bei den höheren Basidiomyceten vorkommen? Zum mindesten hätte der Verf. seine Behauptungen durch einwandfreie Abbildungen belegen müssen. Er bildet aber weder die konjugierten noch den von ihm angenommenen anderen Modus der Kernteilung ab. Man wird daher vorläufig die Annahme für wahrscheinlicher halten müssen, daß die bei der Kopulation entstandene Kernpaarung sich durch konjugierte Teilung bis zur Brandsporenbildung erhält. — Im übrigen sind die vom Verf. auf den Tafeln beigegebenen Figuren klar und übersichtlich. Von den Kernen scheinen freilich immer nur die Nucleoli wiedergegeben zu sein, was vielleicht damit zusammenhängt, daß Verf. nur mit homogener Immersion $^1/_{12}$ und nicht, wie es bei so kleinen Objekten wünschenswert ist, mit Apochromaten gearbeitet hat. H. Kniep.

Brinkmann, W., Beiträge zur Kenntnis der westfälischen Pilze. I. Die Thelephoreen Westfalens.

44. Jahresber. d. bot. Sektion d. westf. Provinzialvereins f. Wiss. u. Kunst. Münster 1916. 7—50. 2 Taf. u. 14 Textabb.

Die schwierige Gruppe der Thelephoreen hat in dieser Flora eine mustergültige Bearbeitung gefunden. Die Einteilung gründet sich hauptsächlich auf die Untersuchungen von v. Höhnel und Litschauer, die zum ersten Male in das Chaos etwas Ordnung gebracht haben. Die Diagnosen sind scharf und klar und fußen überall auf eigenen Beobachtungen des Verf.s. Gleiches Lob verdienen die sorgfältig ausgearbeiteten Bestimmungsschlüssel. Da der größte Teil der behandelten Formen einen sehr weiten Verbreitungsbezirk hat, so kommt der Flora eine weit größere Bedeutung zu als die einer bloßen Lokalflora.

Es ist tief zu bedauern, daß der durch die Herausgabe des Exsikkatenwerks »Westfälische Pilze« rühmlichst bekannte Verfasser durch allzufrühen Tod an der nach dem Muster der vorliegenden Flora durchzuführenden Bearbeitung anderer Pilzgruppen verhindert worden ist.

H. Kniep.

Neger, F. W., Experimentelle Untersuchungen über Rußtaupilze. Mit 31 Abbildungen im Texte.

Flora. N. F. 1917. **10,** 67 ff.

Verf. hat sich der dankenswerten Aufgabe unterzogen, das, was

man mit dem Namen Rußtau bezeichnet, etwas näher zu untersuchen, die mehr oder weniger dunkelgefärbten, rein oberflächlich auf Blättern und Zweigen der verschiedensten Pflanzen in zuckerhaltigen Ausscheidungen, dem sog. Honigtau, lebenden Pilzüberzüge, die man allgemein, aber recht oberflächlich als Perisporium auffaßt und, je nach dem Träger, auf bestimmte Arten dieser Familie zurückführt. Verf. kommt zu dem Ergebnis, daß in den meisten Fällen der Rußtau aus einem Gemenge sehr verschiedener Pilzarten besteht. Nur der Rußtau der Gewächshauspflanzen scheint verhältnismäßig artenarm zu sein und wesentlich aus der von Zopf eingehend beschriebenen Fumago vagans zu bestehen, der häufig Hefepilze beigesellt sind. Dagegen fand Verf. beispielsweise in dem meist als Apiosporium pinophilum bezeichneten Rußtau der Weißtanne neben einer größeren Zahl nicht genauer untersuchter Pilze, Hefen und Bakterien nicht weniger als acht verschiedene Fungi imperfecti, darunter vorwaltend Hormiscium-Formen, ferner ein Coniothecium, mehrere Pilze vom Habitus von Torula (bez. Gyroceras)-Arten, ein Triposporium, Dematium pullulans neben einem anderen Dematium, ein durch starke Schleimbildung ausgezeichnetes Botryotrichum, ein Helminthosporium und Atichia glomerulosa.

Nach den Ergebnissen von Verf.s Untersuchungen handelt es sich beim Rußtau in den meisten Fällen um ein Gemenge von mehr oder weniger zahlreichen Pilzarten, die nebeneinander in einer konzentrierten Zuckerlösung, dem Honigtau, wachsen. Darunter sind besonders bezeichnend gewisse, dem zuckerreichen Substrat besonders angepaßte, durch reichliche Schleimbildung (Anpassung an vorübergehende Trockenheit?) ausgezeichnete, ziemlich regelmäßig wiederkehrende epiphytische Pilze, wie Coniothecium-Arten, die genannte Atichia, Hormiscium pinophilum, Triposporium usw. Daneben finden sich allverbreitete Schimmelpilze (Dematium, Cladosporium, zuweilen auch Penicillium, Botrytis), ferner Hefen und Bakterien sowie Zufallsgäste, erwachsen aus Sporen, die der Wind hintrug. Wenigstens gelang es Verf., der dadurch Beobachtungen Brefelds bestätigt, in konzentrierten Zuckerlösungen Bulgaria polymorpha, Herpotrichia nigra, Xylaria hypoxylon u. a. zur Bildung von Mycelien zu bringen, die den Rußtauvegetationen in jeder Beziehung glichen.

Das von Tulasne als außerordentlich vielgestaltig beschriebene Capnodium salicinum, das vielfach als Typus des Rußtaus betrachtet wird, kam Verf. leider nicht zu Gesicht.

Bezüglich der Einzelheiten, insbesondere der Beschreibung der beobachteten und rein gezogenen Pilze, muß auf die Arbeit selbst verwiesen werden. Behrens.

Berthold, E., Zur Kenntnis des Verhaltens von Bakterien im Gewebe der Pflanzen.

Jahrb. f. wiss. Bot. 1917. **57,** 387 ff.

Die sorgfältigen und mit Kritik angestellten Untersuchungen des Verf.s bestätigen zunächst das Fehlen von Bakterien im normalen Gewebe krautiger Pflanzen sowie im Splint und Kernholz von Holzgewächsen. Im pilzkranken und zersetzten Holz wurden allerdings Pilze, aber keine Bakterien gefunden, so daß auch deren Eindringen mit wachsendem Pilzmycel mindestens unwahrscheinlich ist, vielmehr der Schluß berechtigt erscheint, daß auch im pilzdurchwucherten Holz Bakterien nicht aufkommen können.

Von Schnittflächen aus vermögen mit dem aufgenommenen Wasser Pilzsporen und Bakterien in den Holzkörper einzudringen, aber nur innerhalb der Gefäße und nur soweit, als ihnen nicht eine Querwand unüberwindliche Grenzen setzt. Die Länge der Gefäßglieder bestimmt also die Weite des Vordringens. Wo Gefäße fehlen (Coniferen), ist auch kein Eindringen möglich. Bei Schlingpflanzen dringen die aufgenommenen Keime, entsprechend der hier besonders großen Länge der Gefäßglieder, besonders weit vor. Aber auch schon innerhalb der offenen Gefäßglieder erfolgt eine Sedimentierung der Keime an den Wänden und damit eine gewisse Filtration auf dem Wege von unten nach oben.

Ins lebende krautige Gewebe oder in lebendes Holz eingespritzt, blieben saprophytische Bakterien — Verf. arbeitete mit den Farbstoffbildnern Bacterium prodigiosum, fluorescens, pyocyaneum und Sarcina lutea — lange lebensfähig, in einem Falle über 10 Monate, ohne sich zu vermehren. Von irgendwelcher spezifischen Einwirkung des lebenden Pflanzengewebes auf die Bakterien ließen sich keinerlei Anzeichen beobachten. Auch auf isoliertem lebenden Pflanzengewebe trat keine sichtbare Vermehrung der geprüften Saprophyten ein, die jedoch sich sofort einstellte, wenn das Gewebe getötet wurde. Dabei war es in einigen Fällen gleichgültig, ob der Tod durch Säure oder sonstwie herbeigeführt wurde, so daß der Säuregehalt des lebenden Gewebes für die Entwicklungshemmung kaum, jedenfalls nicht in erster Linie, verantwortlich zu machen sein dürfte. Vielmehr scheint die Entwickelungshemmung auf der Unfähigkeit der geprüften Bakterien zu beruhen, lebenden Zellen die notwendigen Nährstoffe zu entnehmen. Behrens.

Clark, W. M., A study of the eyeformation of Emmental cheese.

Centralbl. f. Bakter. II. Abt. 1917. **47,** 230.

Die aus der Tierzuchtabteilung des Landwirtschaftsministeriums in Washington hervorgegangene Arbeit beschäftigt sich mit der Frage, wodurch die Lochbildung im Schweizerkäse örtlich bestimmt wird, und kommt auf Grund der Durchsicht der vorhandenen Literatur und der vorliegenden Beobachtungen zu dem Ergebnis, daß der Ort der Lochbildung nicht von der Verbreitung der gasbildenden Bakterien in der Käsemasse beeinflußt wird. Vielmehr führen theoretische Erwägungen zu dem Schluß, daß das Freiwerden des Gases in der Käsemasse ähnlich erfolgt wie das von Gas innerhalb einer mit dem Gas übersättigten wäßrigen Lösung. Dieser Schluß wurde durch Versuche in zähen Medien gestützt.

Danach steht die Ausscheidung des Gases in der Käsemasse in keinerlei Beziehung zu den Orten der Gasbildung. Eine schnelle und starke Gasbildung würde im allgemeinen zur Entstehung zahlreicher kleiner Höhlen und Blasen in der ganze Käsemasse führen (»Nissler«), während eine allmähliche langsame Gasbildung die Ausbildung größerer Hohlräume (Augen) an einzelnen besonders geeigneten Stellen begünstigt. Auch dies wurde im Versuch bestätigt. Behrens.

Geilinger, H., Beitrag zur Biologie der Harnstoff vergägärenden Mikroorganismen mit besonderer Berücksichtigung der Anaërobiose.

Centralbl. f. Bakter. II. Abt. 1917. **47,** 245 ff.

Den Ausgangspunkt für die aus der schweizerischen milchwirtschaftlichen und bakteriologischen Anstalt Bern-Liebefeld hervorgegangenen Arbeit bildeten die günstigen Ergebnisse, die bei dem Schependorfer Verfahren der Behandlung der Jauche bezüglich der Erhaltung des Jauchestickstoffs beobachtet worden sind. Der Rittergutsbesitzer Ortmann in Schependorf vermochte durch zielbewußte Durchführung des Luftabschlusses, durch Aufstauen in den geschlossenen Rohrleitungen und Bedecken jeder freien Flüssigkeitsoberfläche in den Zuführungskanälen und Behältern mit Öl und imprägnierten Holzdecken, die Stickstoffverluste der Jauche in praktisch brauchbarer Weise auf ein Mindestmaß zu beschränken. Der Verf. stellte sich die Frage, ob das die Folge vom Unterbleiben der Überführung des Harnstoffes in Ammoniak infolge des beschränkten Sauerstoffzutritts sei oder wesentlich nur von der Verhinderung der Ammoniakverdunstung herrühre. Im Gegensatz zu verschiedenen Angaben der Literatur vermochte er bei vier von den gezüchteten und untersuchten 72 Harnstoff vergärenden Stämmen festzustellen, daß sie auch bei strengstem Sauerstoffausschluß kräftig wachsen

und Harnstoff im Ammoniumkarbonat verwandeln. Die Grundfrage erscheint danach zugunsten der zweiten Möglichkeit gelöst. Die Frage der Zugehörigkeit der untersuchten Stämme zu den bisher beschriebenen Formen von Harnstoffbakterien ist wegen der einer Lösung entgegenstehenden Schwierigkeiten nicht weiter bearbeitet worden.

Behrens.

Weber, C. A., Die Pflanzenwelt des Rabutzer Beckentons und ihre Entwicklung unter Bezugnahme auf Klima und geologische Vorgänge.

Engl. Bot. Jahrb. 1917. **54.**

Die vom Verf. eingehend untersuchte, 15 km südöstlich von Halle a. S. gelegene Fundschicht läßt sich in vier deutlich abgegrenzte Pflanzenhorizonte gliedern, die von unten nach oben folgende Reste bergen.

Schicht 1: Vorwiegend Moose, darunter die glacialen Formen Hypnum revolvens, H. Richardsoni und H. turgescens, ferner Salix reticulata, S. myrsinites, Betula nana und einige indifferente Wasserpflanzen.

Schicht 2: Wasserpflanzen, Pollen von Pinus, Picea und Betula.

Schicht 3: Wasserpflanzen, Moose, Pollen von Pinus, Picea, Salix, Betula, Alnus, Quercus, Tilia und Fraxinus, Holz von Quercus, Tilia und Fraxinus.

Schicht 4: Wasserpflanzen, Pollen von Pinus, Picea, Salix, Carpinus, Corylus, Betula, Alnus, Quercus, Ulmus und Fraxinus, ferner Holz von Quercus und Carpinus.

Ein Überblick über diese Horizonte zeigt, daß sie floristisch keineswegs gleichartig sind, sondern daß wir deutliche klimatische Phasen unterscheiden können. Die unterste Schicht ist ausgesprochen glacial, Schicht 2 entspricht wohl einer Kiefernperiode analog dem postglacialen Entwicklungsgang in Skandinavien, Schicht 3 ist charakterisiert durch das Vorherrschen der Eiche (mit Linde und Esche) und in Schicht 4 tritt zum erstenmal die Buche auf. Auch hierin besteht Übereinstimmung mit dem skandinavischen und norddeutschen Postglacial, nur ist hervorzuheben, daß die behandelte Fundschicht jedenfalls interglacial ist, so daß wir für die Zwischenzeiten denselben Florenrhythmus anzunehmen hätten.

Als besonders wichtig darf im Hinblick auf die Theorie von Brockmann-Jerosch die Tatsache vermerkt werden, daß keinerlei Hinweis auf eine Durchmischung klimatisch verschieden gestimmter Arten besteht.

P. Stark.

Heinricher, E., Der Kampf zwischen Mistel und Birnbaum.

Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-nat. Kl. 1916. **93,** 34 S.

Die Mistel wird im allgemeinen selten auf Birnbäumen gefunden, in einigen lokal begrenzten Gebieten tritt sie jedoch relativ häufig auf Pirus communis auf. Verf. nimmt an, daß in solchen Gegenden Birnrassen kultiviert werden, welche empfänglicher für Mistelbefall sind, als an anderen Orten gezüchtete Rassen. Zu dieser Folgerung führen den Verf. Infektionsversuche mit Laubholzmistelsamen verschiedener Herkunft (Äpfel-, Linden-, Birn- und Pappelmistel) auf verschiedenen Birnrassen. Die Art der Mistelbeeren war für den Erfolg der Infektion ohne Bedeutung, dagegen ließ sich bei den Birnbäumen eine je nach Rasse, zum Teil nach Individuen verschieden starke Empfänglichkeit feststellen. So zeigte z. B. von zwei jungen Waldbirnbäumen der eine äußerlich kaum eine Reaktion, während bei dem anderen nach Belegung mit Mistelsamen der ganze Gipfelteil einging. Einjährige Zweige waren häufig schon im ersten Jahre der Infektion abgestorben, an älteren Trieben und dem Hauptstamm trat die Schädigung erst in späteren Jahren hervor. Die starke Beeinträchtigung der Birnbäume erfolgte lediglich schon durch die Mistelkeimlinge, von denen sich aus einer Anzahl von mehreren Hundert Exemplaren kein einziger zur Pflanze weiter entwickelte.

Zur Erklärung der Verhältnisse nimmt Verf. an, daß von den Mistelkeimen Gifte ausgeschieden werden, die den Birnbaum zur Bildung von Antitoxinen veranlassen. Er unterscheidet drei verschiedene Typen der Wirtspflanze: 1. Rassen, die immun sind, sind von vornherein reich an Antigen gegen das Mistelgift, das raschestens zur Entstehung von Antikörpern führt, sie bringen die Mistelkeime fast ohne Reaktion zum Absterben. 2. Andere Rassen weisen starke Reaktionen gegen Mistelkeime auf, sie bilden die Antitoxine erst nach und nach; jüngere Teile erliegen dem Mistelgift, in älteren tritt, vielfach unter Einwirkung der Antitoxine als Reiz, die Abwehr durch Unterfahrung der erkrankten Gewebe mittels Korkes ein. Es wird ein akuter Krankheitsprozeß durchgemacht, der allerdings auch das Nichtaufkommen der Misteln zur Folge hat. Diese Rassen bezeichnet Verf. als unecht oder falsch immun, und 3. nicht immun nennt er solche Birnbäume, auf denen Mistelkeime zu Pflanzen erwachsen können, ohne daß, wenigstens zunächst, Giftwirkungen zutage treten. — Diese zunächst rein hypothetische Deutung findet eine experimentelle Stütze durch Versuche, die Verf. anstellte, um Birnbäume aktiv zu immunisieren. Pflanzen, welche auf Mistelinfektion stark reagiert hatten, wurden einige Jahre nach der Infektion, als sie sich der Parasiten entledigt hatten, neu mit Mistelsamen belegt. Bei mehreren

Birnbäumen fand auf die zweite Infektion keine Reaktion mehr statt, sie erkrankten nicht und die Parasitenkeime starben auf ihnen rasch ab. Verf. hält diese Pflanzen durch die erste Infektion für immunisiert gegen das Mistelgift. Interessant ist, daß bei einem anderen Birnbaum bei der zweiten Infektion noch Erkrankung eintrat, bei der dritten Aussaat von Mistelkeimen auf seine Zweige erwies er sich aber auch als immun. Schließlich wurde bei einem Baum überhaupt keine Immunisierung erzielt. Verschiedene Rassen verhalten sich also nicht nur gegen den primären Befall, sondern auch gegen die aktive Immunisierung verschieden.

Diese wichtigen Ergebnisse stehen nun allerdings noch nicht völlig sicher da, denn die Zahl der Versuche, die Verf. bisher in dieser Richtung machen konnte, ist zu gering, um sie zu beweisen, auch die in einem Nachtrag mitgeteilten Resultate scheinen Ref. zwar die vom Verf. vertretene Anschauung stark zu stützen, aber wegen zu kurzer Versuchszeit ebenfalls noch nicht ganz sicherzustellen, so daß es Verf. hoffentlich bald gelingt, seine Anschauung durch weitere und variierte Untersuchungen zu beweisen. R. Harder.

Zweigelt, F., Blattlausgallen, unter besonderer Berücksichtigung der Anatomie und Ätiologie.

Centralbl. f. Bakter. II. 1916. **47,** 408—535.

Die Gallen der Aphiden lassen weder in ihrer äußeren Gestaltung noch in der Struktur ihrer Gewebe soviel Mannigfaltigkeit erkennen, wie wir sie bei den Produkten anderer Zezidozoëngruppen antreffen — dieser Umstand erklärt bereits, daß die moderne Gallenliteratur den Aphidozezidien bei weitem nicht so viele Abhandlungen gewidmet zeigt wie etwa den Produkten der Zynipiden. Jeder neue Beitrag zur Kenntnis der Aphidengallen ist daher doppelt willkommen.

Trotz der vom Verf. aufgewandten Mühe sind seine histologischen Ergebnisse knapp. Ich verweise auf seine Mitteilungen über Chromatingehalt und Eiweißkrystalle der im Gallengewebe liegenden Zellkerne (Prociphilus auf Fraxinus), das Auftreten von Riesenzellen (Prunus, namentlich in der als besonders eigenartig beschriebenen Blattzahngalle p. 521), über das in Epidermen beobachtete Zustandekommen von Zellenfolgen, die den Erzeugnissen zweischneidiger Scheitelzellen entsprechen, über die Deformation der Haare unter dem Einfluß des Gallenreizes (Fraxinus) und die histologische Verbindung der Gallenränder miteinander.

Die Mitteilungen des Verf.s über die Physiologie der Gallen

erinnern an die großen Lücken, die gerade auf diesem Gebiet unsere Kenntnis von den Gallen nach wie vor aufweist.

Eingehende entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen gelten der Frage nach dem Zustandekommen der Blattrollen. Verf. unterscheidet zwischen aktivem Wachstum des Wirtsgewebes und passiven Veränderungen — wie Zerknitterung der Zellen, Zerreißen der Gewebe. Werden die Gewebelagen der Blattoberseite zum Wachstum angeregt, so entstehen zylindrisch gestaltete revolutive Gallen; liegt das »Bewegungsgewebe« lediglich an den blattunterseits vorspringenden Nerven, so entstehen durch ihre Ausdehnung prismatisch gebrochene involutive Rollgallen. Was die frühesten Entwicklungsstadien betrifft, so fand Verf. bei den Gallen der Aphis pomi und des Prociphilus xylostei, »daß, obwohl die schließliche Einrollung eine bestimmte Richtung hatte, sich die ganze Rolle aus abwechselnden dorsalen und ventralen Präpotenzen zusammensetzt, so daß sichtlich ein Kampf zwischen der Oberseite und der Unterseite entbrennen mußte.« Das oberseitige Bewegungsgewebe entspricht der Palisadenschicht, das unterseitige dem ventralen Nervenparenchym; daß das Schwammgewebe an des Streckung der Spreite nicht teilnehmen kann, erklärt sich aus seiner lockeren Textur. Verwandelt sich dieses unter dem Einfluß des Gallenreizes zu einer dichteren Gewebeschicht, so können auch durch die Tätigkeit eines blattunterseits gelegenen Bewegungsgewebes zylindrische Rollgallen zustande kommen.

Der Bedeutung der Vernation für das Zustandekommen der Gallenform schenkt Verf. nach Ansicht des Ref. allzu geringe Bedeutung.

Zwischen der Form der Blattrollung und den Tieren bestehen bekanntlich insofern Beziehungen, als diese auf der konkaven Seite der Rolle zu finden sind. Verf. macht mit einer Aphidengalle von Lonicera bekannt, für die das Gegenteil zutrifft. Er findet, daß das Zezidozoon durch besonders lange Saugborsten ausgezeichnet ist und infolgedessen die entgegengesetzte Seite des Blattes stärker in Anpruch nimmt als diejenige, auf der es sich aufhält; vielleicht liegt hierin der Grund des atypischen Verhaltens der Lonicera-Galle. — Die Auffassung Thomas', nach welcher die vom Gallentier zurückgelegten Wanderungen auf die endliche Form der Galle Einfluß haben, hält Verf. für die von ihm untersuchten Gallenarten nicht für zutreffend.

Die Bemühungen, bei der histologischen Untersuchung seiner Objekte diesen neue Seiten abzugewinnen, führten den Verf. zu eingehender Zählung und Untersuchung der von den Gallentieren dem Gallenwirt beigebrachten Stichwunden. Verf. stellt die Dichtigkeit der Blattlausstiche fest und ermittelt, welche Gallenerzeuger das Nervengewebe

bevorzugen und bei welchen solche Bevorzugung nicht zu erkennen ist. Die Aphiden meiden im allgemeinen den Stich in lakunenreiches Schwammparenchym — das bedingt nach ihm einen »außerordentlich ökonomischen Speichelverbrauch« seitens der Zezidozoën. Daß die Wachstums- und Gestaltungsvorgänge, die an den infizierten Organteilen des Gallenwirts sichtbar werden, weder mit der Lokalisierung der Stiche, noch mit ihrer Zahl klar erkennbare Beziehungen haben, ist ein wichtiges Resultat; Verf. fühlt sich durch dasselbe zu der Folgerung ermächtigt, daß wir den Versuch aufgeben müssen, »in den Tieren selbst die Ursache für bestimmte Entwicklungen an der Galle zu suchen, und werden uns damit begnügen müssen, dem Tiere, wohl dem Speichelsekret Wirkungen bestimmter Art zuzuschreiben, als deren Folge zwar reaktiv auf den Reiz, aber doch aktiv, also selbständig, zugleich latente Entwicklungsmöglichkeiten mobilisiert werden.«

Beiträge zur Ätiologie der Gallen finden sich namentlich am Schluß der Arbeit vereinigt. Verf. erläutert die vom Ref. und von W. Magnus vorgetragenen Theorien und wendet sich dabei gegen die Annahme des Ref., daß bei der Gallenbildung diffusible Giftstoffe wirksam seien. Spezifische vom Gallentier ausgehende Reize seien unbedingt anzunehmen; welcher Art diese seien, läßt sich zurzeit nicht mit Sicherheit ermitteln. Befremdlich ist, daß Verf. vom Experiment sich so wenig für die Analyse der Zezidogenese verspricht und alles Heil von sorgfältiger mikroskopischer Erforschung der Gallen erhofft. Seine Neigung, die abnorme Förderung bestimmter Gewebeformen durch die Steigerung bestimmter Bedürfnisse der Wirtspflanzen zu »erklären« (p. 444), kann Ref. nicht gutheißen.

Aus dem »Anhang« sei noch die Diskussion über des Ref. Definition des Gallenbegriffs hervorgehoben. Verf. findet, daß diese zu allerhand Schwierigkeiten führe, verzichtet aber ausdrücklich darauf, sich um eine bessere zu bemühen.

Küster.

Neue Literatur.

Allgemeines.

Briggs, L. J., The living plant as a physical system. (Journ. Washington Ac. Sc. *1917*. **7,** 89—111.)

Heikertinger, F., Das Scheinproblem von der Zweckmäßigkeit im Organischen. (Biolog. Centralbl. *1917*. **37,** 333—353.)

Hertwig, R., Bemerkungen zu dem Aufsatz Heikertingers: Das Scheinproblem von der Zweckmäßigkeit im Organischen. (Ebenda. 353—357.)
May, W., Ansichten über die Entstehung der Lebewesen. Leipzig. *1917*. 81 S.
Scott, W. B., The theory of evolution. With special reference to the evidence upon which it is founded. New York. *1917*.
Verworn, M., Prinzipienfragen in der Naturwissenschaft. 2. Aufl. Jena. *1917*. 32 S.

Zelle.

Bütschli, O., Notiz zu meiner Erklärung der Quellung. (Sitzgsber. Heidelberger Akad. d. Wiss., math.-nat. Kl., Abt. B. *1917*. 4. Abhandl.)
Dunn, L. C., Nucleus and cytoplasm as vehicles of heredity. (Amer. Nat. *1917*. **51**, 286—300.)
Guilliermond, A., Sur les altérations et les caractères du chondriome dans les cellules épidermiques de la fleur de tulipe. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917*. **164**, 609—612.)
Schürhoff. P. N., Die Beziehung des Kernkörperchens zu den Chromosomen und Spindelfasern. (Flora. *1917*. **110**, 52—66.)
Winge, O., Studier over Planterigets Chromosomtal og Chromosomernes Betydning. Kjöbenhavn. *1917*. 150 S.
—, The chromosomes. Their number and general importance. (Compt. rend. du labor. de Carlsberg. *1917*. **13**, 131—275.)

Gewebe.

Arber, A., On the occurrence of interfascicular cambium in monocotyledons. (Ann. of Bot. *1917*. **31**, 41—45.)
Auenmüller, F., s. unter Angiospermen.
Benneker, E., Zur Kenntnis des Baues, der Entwicklung und der Inhaltsverhältnisse der Ausläufer und Rhizome. Göttingen. *1916*. 192 S.
Blackburn, K. B., On the vascular anatomy of the young epicotyl in some ranalean forms. (Ann. of Bot. *1917*. **31**, 151—180.)
Buscalioni, L., et **Muscatello, G.**, Studio anatomo-biologico sul Gen. »Saurauia« Willd. con speciale riguardo alle specie americane. (Malpighia. *1916*. **27**, 325—356.)
Curtis, K. M., The anatomy of the six epiphytic species of the New Zealand Orchidaceae. (Ann. of Bot. *1917*. **31**, 133—149.)
Harvey-Gibson, R. J., and **Bradley, M.**, Contributions towards a knowledge of the anatomy of the lower dicotyledons. I. The anatomy of the stem of the Papaveraceae. (Trans. R. Soc. Edinburgh. *1917*. **51**, 589—608.)
Oelkers, s. unter Physiologie.
Poulsen, V. A., Planteanatomiske bidrag. (Videnskab. Medd. dansk nath. Foren. Kjøbenhavn. *1917*. **68**, 299—317.)
Ungar, E., Beiträge zur Kenntnis der verholzten Faser. Zürich. *1916*. 138 S. 2 F.

Morphologie.

Findeis, M., s. unter Physiologie.
Günthart, A., s. unter Angiospermen.
Hirmer, M., Beiträge zur Morphologie der polyandrischen Blüten. (Flora. *1917*. **110**, 140—192.)

Physiologie.

Åkerman, Å., Untersuchungen über die Aggregation in den Tentakeln von Drosera rotundifolia. (Bot. Notiser. *1917*. 145—192.)

Ameijden, U. P. van, De invloed van licht- en zwaartekrachtprikkels op de kiemplantjes van Avena sativa bij totale en gedeeltelijke onttrekking van vrije zuurstof. (Versl. Verg. Kon. Ak. Wet. Amsterdam. Wis- en Natuurk. Afd. *1917* **25,** 1135—1143.)
Baudisch, O., Über Nitrat- und Nitrit-Assimilation. XII. Herrn O. Loew nochmals zur Erwiderung. (Ber. deutsch. chem. Ges. *1917.* **50,** 652—660.)
Beijerinck, M. W., De enzym-theorie van de erfelijkheid. (Ebenda. 1231—1245.)
Bokorny, T., Die Erzeugung von Fett in den Pflanzen, Fett in der Hefe. (Beih. bot. Centralbl. 1. Abt. *1917.* **35,** 171—181.)
—, Versuche über die Trockensubstanzvermehrung der Hefe in Zuckerlösungen unter Anwendung von Harn als Stickstoffnahrung. (Ebenda. 219—262.)
Bottomley, W. B., Some effects of organic growth-promoting substances (auximones) on the growth of Lemna minor in mineral culture solutions. (Proc. R. Soc. London. *1917.* B. **89,** 481—507.)
Briggs, L. J., and **Shantz, H. L.,** Comparison of the hourly evaporation rate of atmometers and free water surfaces with the transpiration rate of Medicago sativa. (Journ. Agr. Res. *1917.* **9,** 277—292.)
Brooks, C. S., A study of permeability by the method of tissue tension. (Amer. Journ. Bot. *1917.* **3,** 562—570.)
Buckner, G. D., and **Kastle, J. H.,** The growth of isolated plant embryos. (Journ. Biol. Chem. *1917.* **29,** 209—213.)
Buder, J., Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen. (Jahrb. f. wiss. Bot. *1917.* **58,** 105—220.)
Coupin, H., Influence des sels de calcium sur les poils absorbants des racines. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917.* **164,** 641—643.)
Davidson, J., Selective permeability and the plasma-membrane. (Plant World. *1916.* **19,** 331—394.)
Dernby, K. G., Die proteolytischen Enzyme der Pinguicula vulgaris. (Biochem. Zeitschr. *1917.* **80,** 152—158.)
—, Studien über die proteolytischen Enzyme der Hefe und ihre Beziehung zu der Autolyse. (Ebenda. **81,** 107—208.)
Findeis, M., Über das Wachstum des Embryos im ausgesäten Samen vor der Keimung. (Sitzgsber. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Kl., Abt. I. *1917.* **126,** 25 S.)
Fred, E. B., and **Graul, E. J.,** The gain in nitrogen from growth of legumes on acid. (Res. Bull. Wisconsin Agr. Exp. Stat. *1916.* 42 S.)
Gates, F, C., The relation between evaporation and plant succession in a given area. (Amer. Journ. Bot. *1917.* **4,** 161—178.)
Gautier, A., Sur un terrain artificiel, à peu près exempt de tout matière minérale ou organique, propre à l'étude des cultures végétales et à l'examen de l'influence des divers engrais chimiques. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917.* **164,** 985—986.)
Gregorio Rocasolano, A. de, Das Mangan als Katalysator der biochemischen Reaktionen, unter denen die Pflanzen den Luftstickstoff auf bakteriellem Wege aufnehmen. (Intern. agr.-techn. Rundschau. *1916.* **7,** 739—740.)
Günthart, A., s. unter Angiospermen.
Guttenberg, A. von, Über die Ursachen des Dickenwachstums der Bäume. (Österr. Vierteljahrsschr. Forstw. *1917.* N. F. **35,** 1—5.)
Haas, A. R., The acidity of plant cells as shown by natural indicators. (Journ. Biol. Chem. *1916.* **27,** 233—241.)
—, The permeability of living cells to acids and alkalies. (Ebenda. 225—233.)
Harris, J. A., a. o., The relationship between the osmotic concentration of leaf sap and height of leaf insertion in trees. (Bull. Torrey Bot. Club. *1917.* **44,** 267—286.)
—, and **Lawrence, J. V.,** The osmotic concentration of the sap of the leaves of mangrove trees. (Biol. Bull. *1917.* **32,** 202—211.)
Heinricher, E., s. unter Angiospermen.

Hibino, S., Effekt der Ringelung auf die Stoffwanderung bei Cornus controversa Hemsl. (Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo. *1917*. **39**, 1—40.)

Holman, R. M., Influence of the medium upon the orientation of secondary terrestrial roots. (Amer. Journ. Bot, *1916*. **3**, 407—414.)

Hutcheson, T. B., and **Quantz, K. E.**, The effect of greenhouse temperatures on the growth of small grains. (Journ. Amer. Soc. Agron. *1917*. **9**, 17—21.)

Johns, C. O., and **Jones, D. B.**, The proteins of the peanut, Arachis hypogaea. (Proc. Nation. Ac. Sc. U. S. A. *1917*. **3**, 365—369.)

Klebs, G. Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. (Biolog. Centralbl. *1917*. **37**, 373—415.)

—, s. unter Farne.

Kolkwitz, R., Über die Standorte der Salzpflanzen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. *1917*. **35**, 518—527.)

Léger, E., Les anthocyanes. Matières colorantes des fleurs et des fruits. (Journ. Pharm. et Chim. *1917*. **15**, 312—317.)

Linossier, G., s. unter Pilze.

Loew, O., Notiz über Nitrat-Assimilation. Herrn O. Baudisch zur Erwiderung. (Ber. deutsch. chem. Ges. *1917*. **50**, 909—910.)

Mangham, S., On the mechanism of translocation in plant tissues. An hypothesis, with special reference to sugar conduction in sieve tubes. (Ann. of Bot. *1917*. **31**, 293—311.)

Measham, Ch. E. C., On the movements executed by young fern fronds, with special reference to geotropism. (Rep. British Ass. Adv. Sc. 1916. London. *1917*. S. 511.)

Miehe, H., Weitere Untersuchungen über Bakteriensymbiose bei Ardisia crispa. II. Die Pflanze ohne Bakterien. (Jahrb. f. wiss. Bot. *1917*. **58**, 29—60.)

Molliard, M., Production artificielle d'une galle. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917*. **165**, 160—162.)

Oelkers, Jahrring und Licht. II. (Zeitschr. f. Forst- u. Jagdw. *1917*. **49**, 371 bis 388.)

Osterhout, W. J. V., Does the temperature coefficient of permeability indicate that it is chemical in nature? (Bot. Gaz. *1917*. **63**, 317—320.)

Pease, V. A., Duration of leaves in evergreens. (Amer. Journ. Bot. *1917*. **4**, 145—148.)

Pember, P. R., Studies by means of both pot and solution culture of the phosphorus and potassium requirements of the barley plant during its different periods of growth. (Bull. Rhode Island Agr. Coll. Exp. Stat. *1917*. **169**, 50 S.)

Pickering, S., The effect of one plant on another. (Ann. of Bot. *1917*. **31**, 181—187.)

Rosett, J., Observations on a new type of artificial osmotic cell. (Plant World. *1917*. **20**, 37—57.)

Rupp, E., Neutheorie des Wasser- und Gastriebs der Pflanze. (Mitt. aus d. pharmac.-chem. Inst. d. Univ. Königsberg. *1917*. 11 S.)

Sauvageau, C., Sur le mouvement propre des chromatophores. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917*. **165**, 158—159.)

Schroeder, H., Die Anthocyanine nach den neuen chemischen Untersuchungen (Zeitschr. f. Bot. *1917*. **9**, 546—563.)

Skinner, J. J., The effect of vanillin and salicylic aldehyde in culture solution and the action of chemicals in altering their influence. (Plant World. *1917*. **19**, 371—378.)

Small, J., Geotropism and the Weber-Fechner law. (Ann. of Bot. *1917*. **31**, 313—314.)

Straub, W., Über die Entwicklung der typischen Blattglykoside in der keimenden und wachsenden Digitalispflanze. (Biochem. Zeitschr. *1917*. **82**, 48—59.)

Thomas, N., and **Ferguson, A.**, On the reduction of transpiration observations. (Ann. of Bot. *1917*. **31**, 241—255.)

Tottingham, W. E., and **Beck, A. J.**, Antagonism between manganese and iron in the growth of wheat. (Plant World. *1916.* **19**, 559—370.)
Troland, L. Th., Biological enigmas and the theory of enzyme action. (Amer. Nat. *1917.* **51**, 321—350.)
Tubeuf, C. von, Über die Begrenzung der Mistelrassen und die Disposition über Wirtspflanzen. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten. *1917.* **27**, 241—287.)
Waggoner, H. D., The viability of radish seeds (Raphanus sativus L.) as affected by high temperatures and water content. (Amer. Journ. Bot. *1917.* **4**, 299 bis 313.)
Yendo, V., Injection experiments on plants. (Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo. *1917.* **38**, 46 S.)
Zederbauer, E., s. unter Ökologie.

Ökologie.

Braun, J., Mechanische Windwirkung auf die hochalpine Vegetation. (Ber. schweiz. bot. Ges. *1916.* S. XIX—XXI.)
Hammerschmid, A., s. unter Moose.
Heinricher, E., s. unter Angiospermen.
Kempton, J. H., Protective coloration in seeds of Bolivian maize. (Journ. of Heredity. *1917.* **8**, 200—202.)
Kolkwitz. R, s. unter Physiologie.
Küster, E., Die Verteilung des Anthocyans bei Coleusspielarten. (Flora. *1917.* **110**, 1—33.)
Lakon, G., Über die Bedingungen der Heterophyllie bei Petroselinum sativum Hoffm. (Ebenda 34—51.)
Miehe, H., s. unter Physiologie.
Morton, F., Wasserpflanzen. Leipzig, Thomas Verl. *1917.* 70 S.
Nienburg, W., s. unter Flechten.
Ritter, G., Die Beschreibung des Vegetationsverlaufes 1916, zugleich ein neuer Beweis für die Anpassung der Pflanzen an bestimmte »Wärmesummen«. (Beih. bot. Centralbl. Abt. 2. *1917.* **35**, 568—577.)
Robertson, F., Flowers and insects. XX. Evolution of entomophilous flowers. (Bot. Gaz. *1917.* **63**, 307—316.)
Schade, A., s. unter Moose.
Shibata, K., und **Tahara, M.**, s. unter Bakterien.
Tubeuf, C. von, s. unter Physiologie.
Warming, E., Om Økologiens Grundenheder. (Bot. Tidsskr. *1917.* **36**, 25—31.)
Zederbauer, E., Beiträge zur Biologie der Waldbäume. II. Lebensdauer der Blätter. (Centralbl. ges. Forstw. *1916.* **42**, 339—341.)

Fortpflanzung und Vererbung.

Atkinson, G. F., Quadruple hybrids in the F_1 generation from Oenothera nutans and O. pycnocarpa, with the F_2 generations and back- and inter-crosses. (Genetics. *1917.* **2**, 213—260.)
Beijerinck, M. W., s. unter Physiologie.
Bridges, C. B., An intrinsic difficulty for the variable force hypothesis of crossing over. (Amer. Nat. *1917.* **51**, 370—373.)
Cole, R. D., Imperfection of pollen and mutability in the genus Rosa (Bot. Gaz. *1917.* **63**, 110—123.)
Davis, B. M., Some inter- and back-crosses of F_1 Oenothera hybrids. (Genetics. *1917.* **2**, 155—185.)
Dunn, L. C., s. unter Zelle.

Emerson, R. A., Genetical studies of variegated pericarp in maize. (Genetics. *1917.* **2**, 1—35.)

Frost, H. B., The different meanings of the term »factor« as affecting clearness in genetic discussion. (Amer. Nat. *1917.* **51**, 244—250.)

Gates, R. R., Vegetative segregation in a hybrid race. (Journ. of Genetics. *1917.* **6**, 237—253.)

Hagedoorn-La Brand, A. C., et **Hagedoorn, A. L.**, Parthenogenese bij hoogere planten. (Teysmannia. *1917.* **27**, 643—656.)

Halsted, B. D., Degenerate plants. (Journ. of Heredity. *1917.* **8**, 270—276.)

Harris, J. A., Further studies on the relationship between bilateral asymmetry and fertility and fecundity in the unilocular fruit. (Genetics. *1917.* **2**, 186—204.)

—, On the applicability of Pearsons biserial r to the problem of asymmetry and fertility in the unilokular fruits. (Ebenda. 205—212.)

—, Supplementary determinations of the relationship between the number of ovules per pod and fertility in Phaseolus. (Ebenda. 282—290.)

Hayes, H. K., Inheritance of a mosaic pericarp pattern color of maize. (Ebenda. 261—281.)

Jennings, H. S., Observed changes in hereditary characters in relation to evolution. (Journ. Washington Ac. Sc. *1916.* **7**, 281—301.)

Ikeno, S., Studies on the hybrids of Capsicum annuum. Part. II. On some variegated races. (Journ. of Genetics. *1917.* **6**, 201—229.)

Lotsy, J. P., Het verband tusschen onze opvatting omtrent het ontstaan der soorten en wetenschappelijke teelt. (Med. Ver. Bevord. wet. Teelt. *1917.* 33 S.)

Lutz, A. M., Characters indicative of the number of somatic chromosomes present in Oenothera mutants and hybrids. (Amer. Nat. *1917.* **51**, 375—377.)

Rue, C. de la, and **Bartlett, H. H.**, Matroclinic inheritance in mutation crosses of Oenothera Reynoldsii. (Amer. Journ. Bot. *1917.* **4**, 119—144.)

Shull, A. F., The method of evolution from the viewpoint of a geneticist. (Amer. Nat. *1917.* **51**, 361—369.)

Thellung, A., Über die Abstammung der Saathafer-Arten. (Ber. schweiz. bot. Ges. *1916.* **24/25**, S. XXVII—XXVIII der Sitzgsber.)

Trabut, Origine hybride de la luzerne cultivée. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917.* **164**, 607—609.)

Wright, S., On the probable error of Mendelian class frequencies. (Amer. Nat. *1917.* **51**, 373—375.)

Zederbauer, E., Alter, Vererbung und Fruchtbarkeit. (Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien. *1917.* **67**, [81]—[87].)

Algen.

Børgesen, F., The marine algae of the Danish West Indies. III. Rhodophyceae. (Dansk Bot. Arkiv. *1917.* **3**, 145—240.)

Bristol, B. M., On the life-history and cytology of Chlorochytrium grande, sp. nov. (Ann. of Bot. *1917.* **31**, 107—126.)

Drude, O., und **Schorler, B.**, s. **Schorler.**

Fritsch, F. E., Freshwater Algae. British Antarctic (»Terra nova«) Expedition, 1910. (Nat. Hist. Rep. Bot. *1917.* 1—16.)

Gepp, A., and **E. S.**, Marine Algae. British Antarctic (»Terra nova«) Expedition, 1910. (Ebenda. 17—22.)

Hill, G. A., Origin of second spiral in Spirogyra lutetiana. (Publ. Puget Sound Marine Stat. *1916.* **1**, 247—248.)

Kuckuck, P., Über Zwerggenerationen bei Pogotrichum und über die Fortpflanzung von Laminaria. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. *1917.* **35**, 557—578.)

Lacsny, J. A., A nagyváradi patakok kovamoszatai. (Die Bacillariaceen der Bäche bei Nagyvárad.) (Bot. közl. *1916.* **15**, 101—168. Mag. u. deutsch.)

Mayer, A., Beiträge zur Diatomeenflora Bayerns. (Denkschr. kgl. bayer. bot. Ges. Regensburg. *1917.* **13**, 1—151.)

Pascher, A., Eine Bemerkung über die Zusammensetzung des Phytoplanktons des Meeres. (Biolog. Centralbl. *1917*. **37**, 312—315.)

—, Asterocystis de Wildemann und Asterocystis Gobi. (Beih. Bot. Centralbl. 2. Abt. *1917*. **35**, 578—579.)

—, Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen. (Archiv f. Protistenkunde. *1917*. **38**, 87 S.)

Pavillard, J., Recherches sur les diatomées pélagiques du Golfe du Lion. (Mem. inst. bot. univ. Montpellier. *1916*. 62 S.)

—, Recherches sur les Péridiniens du Golfe du Lion. (Ebenda. 70 S.)

—, Un flagellé pélagique aberrant, le Pelagorhynchus marinus. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917*. **164**, 238—240.)

Reverdin, L., Une nouveau genre d'Algue (Desmidiacée?) Le Closteriospira. (Bull. soc. bot. Genève. *1917*. **9**, 52—54.)

—, Une nouvelle espèce de Raphidium planctonique Raphidium spirochroma L. Reverdin nov. spec. (Ebenda. 48—51.)

Schorler, B., Über eine merkwürdige Alge Sachsens. (Abhandl. d. naturw. Ges. Isis in Dresden. *1916*. 58—61.)

Schröder, B., Beiträge zur Kenntnis des Phytoplanktons aus dem Kochel- und dem Walchensee in Bayern. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. *1917*. **35**, 542—555.)

Tobler, F., Ein neues tropisches Phyllosiphon, seine Lebensweise und Entwicklung. (Jahrb. f. wiss. Bot. *1917*. **58**, 1—28.)

Cyanophyceen.

Pascher, A., s. unter Algen.

Bakterien.

Baudisch, O., s. unter Physiologie.

Blöch, M., Beitrag zur Untersuchung über die Zoogloea ramigera (Itzigsohn) auf Grund von Reinkulturen. (Centralbl. f. Bakter. II. **48**, 44—62.)

Buchanan, R. E., Studies in the nomenclature and classification of the bacteria. II. (Journ. of Bacter. *1917*. **2**, 155—164.)

Conn, H. J., Soil flora studies. (Ebenda. 35—45, 137—154.)

Duchácek, F., Über Bacillus paralacticus. (Biochem. Zeitschr. *1917*. **82**, 31—47.)

Feiler, M., Untersuchungen an experimentell serumfest gemachten Typhusbacillen. Breslau. *1916*. 48 S.

Hort, E. C., Morphological studies in the life-histories of Bacteria. (Proc. r. soc. London. B. *1917*. **89**, 468—480.)

Kossowicz, A., Die Bakterien der Fleischkonserven-Bombage. (Centralbl. f. Bakter. II. **48**, 41—44.)

Miehe. H., s. unter Physiologie.

Müller-Thurgau, H., und **Osterwalder, A.**, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Mannitbakterien im Wein. (Centralbl. f. Bakter. II. **48**, 1—35.)

Shibata, K., und **Tahara, M.**, Studien über die Wurzelknöllchen. (Bot. Mag. Tokyo. *1917*. **31**, 157—182.)

Pilze.

Baumgärtel, O., Konidiosporenbildung bei Microchaete calothrichoides Hg. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. *1917*. **35**, 537—542.)

Blizzard, A. W., The development of some species of Agarics. (Amer. Journ. Bot. *1917*. **4**, 221—240.)

Boas, F., Weitere Untersuchungen über die Bildung stärkeähnlicher Substanzen bei Schimmelpilzen, (Biochem. Zeitschr. *1917*. **81**, 80—86.)

Falck, R., Über die Waldkultur des Austernpilzes (Agaricus ostreatus) auf Laubholzstubben. (Zeitschr. Forst- u. Jagdw. *1917.* **49,** 159.)
Fischer, E., Neue Infektionsversuche mit Gymnosporangium. (Mitt. natf. Ges. Bern. *1917.* 1 S.)
Fitzpatrick, H. M., The development of the ascocarp of Rhizina undulata Fr. (Bot. Gaz. *1917.* **63,** 282—296.)
Höhnel, F. v., Fungi imperfecti. Beiträge zur Kenntnis derselben. (Hedwigia. *1917.* **59,** 236—284.)
Jaap, O., Weitere Beiträge zur Pilzflora der Schweiz. (Ann. Mycol. *1917.* **10,** 97—124.)
Jokl, M., Eine neue Meereschytridinee: Pleotrachelus Ectocarpii nov. spec. (Österr. bot. Zeitschr. *1916.* 267—272.)
Killermann, S., Pilze aus den polnischen Schützengräben. (Hedwigia. *1917.* **59,** 220—233.)
—, Über einige seltene Pezizaceen aus Bayern. (Ebenda. 234—235.)
Linossier, G., Sur la biologie de l'Oïdium lactis. Influence de la quantité des aliments minéraux sur le développement du champignon. (C. R. Soc. Biol. Paris. *1917.* **80,** 433—435.)
—, Sur la biologie de l'Oïdium lactis. Influence de la quantité des aliments organiques sur le développement du champignon. (Ebenda. 429—432.)
Lüdi, W., Puccinia Petasiti-Pulchellae nov. spec. (Centralbl. f. Bakter. II. **48,** 76—89.)
Mains, E. B., The relation of some rusts to the physiology of their hosts. (Amer. Journ. Bot. **4,** 179—220.)
Michael und **Kramer,** Die wichtigsten Pilze Oldenburgs und der angrenzenden Gebiete. Zwickau. *1917.* 36 S.
Migula, W., Rost- und Brandpilze. (Handbücher f. d. prakt. naturwiss. Arbeit. *1917.* **13,** 132 S.)
Neger, F. W., Experimentelle Untersuchungen über Rußtaupilze. (Flora. *1917.* **110,** 67—139.)
Pascher, A., s. unter Algen.
Prym, W. T., Untrüglicher Ratgeber für Pilzsucher. (Wie erkennen wir Giftpilze?) München. *1917.*
Reed, M. G., Die physiologischen Rassen von Erysiphe graminis auf Weizen und Hafer. (Intern. agr. techn. Rundsch. *1916.* **7,** 903—905.)
Sartory, A., Guide pratique des principales manipulations de mycologie parasitaire. Paris. *1917.*
Schiffner, V., Giftige und eßbare Pilze. Wien, K. K. Gartenbau-Ges. *1917.* 8 S.
Schulz, R., Einige ungewöhnlich große Polyporaceen. (Verh. bot. Ver. Pr. Brandenburg. *1916.* 3 S.)
Theißen, F., und **Sydow, H.,** Die Gattung Parodiella. (Ann. Mycol. *1917.* **15,** 125—142.)
Trommsdorff, R., Über die Wachstumsbedingungen der Abwasserpilze Leptomitus und Sphaerotilus. (Centralbl. f. Bakter. II. **48,** 62—76.)
Wälde, A., Das Pilzbüchlein für den Sammler und wandernden Naturfreund. 2. Aufl. Stuttgart. *1917.* 64 S.
Walther, E., Taschenbuch für Deutsche Pilzsammler. Anleitung zur Kenntnis der wichtigsten eßbaren, giftigen und ungenießbaren Pilze unter Gegenüberstellung von Doppelgängern. Leipzig. *1917.*
Weimer, J. L., The origin and development of the galls produced by two cedar rust fungi. (Amer. Journ. Bot. *1917.* **4,** 241—251.)
Weir, J. R., and **Hubert, E. E.,** Pycnial stages of important forest tree rusts. (Phytopathology. *1917.* **7,** 135—139.)
Westerdijk, J., en **van Luijk, A.,** Bijdrage tot de mycologische flora van Nederland. (Nederl. Kruidk. Arch. *1916.* 92—121.)

Will, H., Noch einige Mitteilungen über das Vorkommen lebens- und vermehrungskräftiger Zellen in alten Kulturen von Sproßpilzen. (Centralbl. f. Bakter. II. **48,** 35—41.)
Wollenweber, H. W., Fusaria autographice delineata. (Ann. Mycol. *1917.* **15,** 1—56.)

Flechten.

Nienburg, W., Über die Beziehungen zwischen Algen und Hyphen im Flechtenthallus. (Zeitschr. f. Bot. *1917.* **9,** 529—545.)
Riddle, L. W., Some noteworthy lichens from Jamaica. (Bull. Torrey bot. club. *1917.* **44,** 321—330.)
Watson, W., New rare or critical Lichens [cont.]. (Journ. of Bot. *1917.* **55,** 204—210.) To be cont.
Zahlbruckner, A., Flechtensystematische Studien. I. Die Flechtengattung Rhabdopsora Müll. Arg. (Hedwigia. *1917.* **59,** 301 ff.)

Moose.

Arnell, W. H., Die Moose der Vega-Expedition. (Ark. för Bot. *1917.* **15,** 1—111.)
Benedict, C., Ein Fall der Haubenbildung auf dem Sporogon des Lebermooses Aneura pinguis (L.) Dum. (Notizbl. Berlin-Dahlem. *1917.* **7,** 79—80.)
Douin, Ch., et R., Note sur les Sphaerocarpus. (Rev. gén. bot. *1917.* **19,** 129—136.)
Familler, I., Die Lebermoose Bayerns. (Denkschr. kgl. bayer. bot. Ges. Regensburg. *1917.* **13,** 153—304.)
Fleischer, M., Bemerkungen über den Beitrag von J. Györffy zur Histologie von Ephemeropsis tjibodensis. (Hedwigia. *1917.* **59,** 209—211.)
—, Kritische Revision von Carl Müllerschen Laubmoosgattungen. (Ebenda. 212 bis 219.)
Györffy, J., Beiträge zur Moosflora des Balaton (Platten) Sees und seiner Umgebung. I. (Mag. bot. Lap. *1916.* **15,** 235—242.)
Hammerschmid, A., Einfluß des Wassers auf untergetauchte Moose. (Mitt. d. Bayer. bot. Gesellsch. *1917.* **3,** 395—401.)
Möller, H., Löfmossornas utbredning i Sverige. IV. Leskeaceae och Pterogoniaceae. (Ark. för Bot. *1916.* **15,** 1—108.)
Pottier, J., Sur la dissymétrie de structure de la feuille du Mnium spinosum (Voit) Schwägr. *1917.* Bern, Büchler u. Co. 16 S. 7 Taf.
Röll, J., Dritter Beitrag zur Moosflora des Erzgebirges. (Hedwigia. *1917.* **59,** 285—300.)
Schade, A., Über den mittleren jährlichen Wärmegenuß von Webera nutans (Schreb.) Hedw. und Leptoscyphus Taylori (Hook) Mitt. im Elbsandsteingebirge. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. *1917.* **35,** 490—505.)
Williams, R. S., Philippine mosses. (Bull. New York bot. gard. *1917.* **8,** [331]—[378]).

Farnpflanzen.

Bower, F. O., On leaf-architecture as illuminated by a study of Pteridophyta. (Trans. R. Soc. Edinburgh. *1917.* **51,** 657—708.)
—, Studies in the phylogeny of the Filicales VI. Ferns showing the »acrostichoid« condition, with special reference to dipterid derivatives. (Ann. of Bot. *1917.* **31,** 1—39.)
Chamberlain, C. J., Prothallia and sporelings of three New Zealand species of Lycopodium. (Bot. Gaz. *1917.* **63,** 51—65.)
Klebs, G., Zur Entwicklungs-Physiologie der Farnprothallien. III. Teil. (Sitzgsber. Heidelberger Akad. d. Wiss., math.-nat. Kl,, Abt. B. *1917.* 7. Abh. 104 S.

Kümmerle, J. B., Adatok a Balkán-félsziget Pteridophytáinak is meretéhez. (Beiträge zur Kenntnis der Pteridophyten der Balkanhalbinsel.) (Bot. közl. *1916*. **15**, 143—148. Mag. u. deutsch.)
Lawson, A. A., The prothallus of Tmesipteris Tannensis. (Trans. r. soc. Edinburgh. *1917*. **51**, 785—794.)

Gymnospermen.

Koketsu, R., Serodiagnostische Untersuchungen an den Gymnospermen. (Bot. Mag. Tokyo. *1917*. **31**, 144—153.)

Angiospermen.

Auenmüller, F., Über den Bau von Cotyledonen und Radicula im ruhenden Samen und über die bei ersteren zu beobachtenden Veränderungen während der Keimung bei einigen pharmakognostisch wichtigen Gymnospermen und Dicotyledonen. Bern. *1916*. 48 S. 9 T.
Böös, G., Über Parthenogenesis in der Gruppe Aphanes der Gattung Alchemilla. (Lunds Univ. Årsskrift. N. F. *1917*. Afd. 2. **13**, 37 S.)
Briquet, J., Sur la structure foliaire et les affinités des Saxifraga moschata Wulf. et exarata Vill. (Annuaire Cons. Jard. Bot. Genève. *1914/16*. **18**, 207—214.)
Curtis, K. M., s. unter Gewebe.
Ernst, A., Über den Ursprung der apogamen Angiospermen. (Vierteljahrsschr. d. Naturf.-Ges. Zürich. *1917*. **62**, 336—348.)
Günthart, A., Über die Entwicklung und Entwicklungsmechanik der Cruciferenblüte und ihre Funktion unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. (Beih. bot. Centralbl. 1. Abt. *1917*. **35**, 60—170.)
Harms, H., Über abnorme Blüten bei Nyssa sylvatica Marsh. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. *1917*. **35**, 527—536.)
Harvey-Gibson, R. J., and **Bradley, M.**, s. unter Gewebe.
Heinricher, E., Die erste Aufzucht einer Rafflesiacee, Cytinus Hypocistis L., aus Samen. (Ebenda. 505—513.)
—, Zur Kenntnis der Blüte von Cytinus Hypocistis L. (Ebenda. 513—518.)
Hoar, C. S., The anatomy and phylogenetic position of the Betulaceae. (Amer. Journ. Bot. *1916*. **3**, 415—435.)
Jacobsson-Stiasny, E., Fragen vergleichender Embryologie der Pflanzen. I. Formenreihen mit sechzehnkernigen Embryosäcken. (Sitzgsber. ksl. Ak. Wiss. Wien. *1916*. 1. **125**. 593—732.)
Kränzlin, F., Cyrtochilum H. B. K. (Notizbl. Berlin—Dahlem. *1917*. **7**, 81 bis 101.)
Macbride, J. F., Further notes on the Boraginaceae. (Contr. Gray Herb. Harvard Univ. N. S. *1917*. **49**, 16—22.)
—, Notes on the Hydrophyllaceae and a few other North American Spermatophytes. (Ebenda. 23—59.)
—, and **Payson, E. B.**, A revision of the Erigerons of the series Multifidi. (Ebenda. 72—79.)
Petrak, F., Die nordamerikanischen Arten der Gattung Cirsium. (Beih. bot. Centralbl. Abt. 2 *1917*. **35**, 223—567.)
Praeger, R. L., Notes on Sedum. (Journ. of Bot. *1917*. **55**, 211—215.)
Salmon, C. E., Two varieties of Calamagrostis. (Ebenda. 254—255.)
Schlechter, R., Die Gattung Acineta Ldl. (Orchis. *1917*. **11**, 21—48.)
—, Die Orchideenflora des Kamerungebirges und seiner Umgebung. (Ebenda. *1916*. **10**, 108—116.)
—, Neue und seltene Orchideen. (Ebenda. 183—190.)
—, Orchidaceae novae et criticae. (Rep. spec. nov. *1916*. **14**, 385—395.)

Schulz, A., Über das Nektarium von Caltha palustris L. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. *1917.* **35,** 555—557.)
Schweidler, J. H., Beiträge zur systematischen Bedeutung der Cruciferen-Idioblasten. Cilli. *1916.* 14 S.
Small, J., On the floral anatomy of some Compositae. (Journ. Linn. Soc. London Bot. *1917.* **43,** 517—560.)
Smith, C. P., Studies in the genus Lupinus. I. A new species of the subgenus Platycarpos. (Bull. Torrey bot. club. *1917.* **44,** 405—406.)
Standley, P. C., Chenopodiales. Amaranthaceae. (N. Amer. Flora. *1917.* 95 bis 169.)
Täckholm, G., und **Söderberg, E.**, Über die Pollenentwicklung bei Cinnamomum nebst Erörterungen über die phylogenetische Bedeutung des Pollentyps. (Ark. för Bot. *1917.* **15,** 14 S.)
Thonner, F., Anleitung zum Bestimmen der Familien der Blütenpflanzen (Phanerogamen). 2. Aufl. *1917.* Berlin, Friedländer Verl. 220 S.
Tubeuf, C. von, s. unter Physiologie.
Ulbrich, E., Bombax Stolzii n. sp., ein neuer rotwolliger Baumwollbaum aus Ostafrika. (Notizbl. Berlin-Dahlem. *1917.* **6,** 109—110.)
—, Eine neue Sedum-Art aus dem botanischen Garten in Dahlem. (Ebenda. 111 bis 112.)
Viguier, R., Recherches sur le genre Grewia. (Rev. gén. bot. *1917.* **29,** 161 bis 180, 196—224, 249—256.)
Weniger, W., Development of embryo sac and embryo in Euphorbia Preslii and E. splendens. (Bot. Gaz. *1917.* **63,** 266—281.)
Wille, F., Über einige Verhältnisse an Gummiflorenrhizomen. (Ber. schweiz. bot. Ges. *1916.* **24/25,** S. XXVIII—XXIX der Sitzber.)
Willis, J, C., The relative age of endemic species and controversial points. (Ann. of Bot. *1917.* **31,** 189—208.)

Palaeophytologie.

Berry, E. W., Contributions to the mesozoic flora of the atlantic coastal plain. XII. Arkansas. (Bull. Torrey bot. club. *1917.* **44,** 167—190.)
Jessen, K., Mindre Meddelelser om Fortidens Plantevaekst i Danmark. (Bot. Tidsskrift. *1917.* **36,** 51—56.)
Kidston, R., Contributions to our knowledge of british palaeozoic plants. Part I. Fossil plants from the scottish coal measures. (Trans. R. Soc. Edinburg. *1917.* **51,** 709—720.)
—, and **Lang, W. H.**, On old red sandstone plants showing structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Part I. Rhynia Gwynne—Vaughani, Kidston and Lang. (Ebenda. 761—784.)
Kräusel, R., Zur Bestimmung fossiler Blattabdrücke. (Natw. Wschr. *1917.* N. F. **16,** 214—217.)
Seward, A. C., Fossil plants. Vol. III. Cambridge, Univ. Press. *1917.* 656 S. 253 Fig.

Pflanzengeographie. Floristik.

Amberg, C., Der Pilatus in seinen pflanzengeographischen und wirtschaftlichen Verhältnissen. Zürich. *1916.* 268 S.
Börner, C., u. a., Eine Flora für das deutsche Volk. Ein Hilfsbuch zum Bestimmen der heimischen Pflanzen ohne botanische Vorkenntnisse. Neue Titel-Ausgabe. Leipzig, R. Voigtländer. *1917.* 864 S.
Bornmüller, J., Zur Flora des nördlichen Syriens. (Notizbl. Berlin—Dahlem. *1917.* **7,** 1—44.)
Braun, J., und **Hatz, C.**, Materialien zur Bündnerflora. (Jahresber. natf. Ges. Graubündens. *1917.* N. F. **57,** 39—53.)
Dahl, O., Nogle traek av Finmarkens flora. (Bot. Tidsskr. *1917.* **36,** 31—34.)

Fries, R. E., Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Rhodesia-Kongo-Expedition, 1911—12. Botanische Untersuchungen. Heft 2, Monocotyledones und Sympetalae. Stockholm. *1916.* S. 185—354 und 5—11. 9 T. 26 F.

Furrer, E., Rasenbildung in den Hochalpen. (Ber. schweiz. bot. Ges. *1916.* S. XXII—XXIII.)

Gibbs, L. S., Dutch N. W. New Guinea. A contribution to the phytogeography and flora of the Arfak mountains etc. London, Taylor & Francis. *1917.* 226 S. 4 Taf. 16 F.

Harper, R. M., A quantitative, volumetric and dynamic study of the vegetation of the Pinus Taeda belt of Virginia and the Carolinas. (Bull. Torrey bot. club. *1917.* **44,** 39—57.)

Hayek, A. von, Beitrag zur Kenntnis der Flora des albanisch-montenegrinischen Grenzgebietes. (Denkschr. ksl. Ak. Wiss. Wien. *1917.* **94,** 127—210.)

Pax, F., Die Pflanzenwelt Polens. (Handbuch von Polen. *1917.* 179—212.)

Petrak, F., s. unter Angiospermen.

Pennell, F. W., Notes on plants of the southern United States. III. (Bull. Torrey bot. club. *1917.* **44,** 337—362.)

Rock, J. F., The ornamental trees of Hawaii. Honolulu. *1917.* 210 S. 80 Taf.

Schmeil, O., und **Fitschen, J.,** Die verbreitetsten Pflanzen Deutschlands. Einfache Tabellen zum Bestimmen unserer häufigsten wildwachsenden und angebauten Pflanzen. 7. Aufl. Leipzig. *1917.* 101 S. 380 F.

Schulz, R., Eine floristische und geologische Betrachtung des Märkischen unteren Odertales. (Verh. bot. Ver. Pr. Brandenburg. *1916.* 28 S.)

Skottsberg, K., Verschiebungen pflanzengeographischer Grenzlinien in Skandinavien. (Petermanns Mitt. *1917.* **63,** S. 25.)

Tuzson, J., Erdekes pázsit-fajok a délkeleti Kárpátokból. (Interessante Gramineen aus den Südostkarpathen.) (Bot. Közl. *1916.* **15,** 130—142. Mag. u. deutsch.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

Brick, C., Beschädigung von Masdevallien durch einen neuen Pilz. (Ber. Abt. Pflanzenschutz Hamburg. *1916.* S. 7.)

Bijl, A. van der, Diplodia Zeae, der Erreger der Trockenfäule des Maises. (Intern. agr.-techn. Rundsch. *1916.* **7,** 811—813.)

Comes, O., Die Prophylaxis bei den Pflanzenkrankheiten. (Ebenda. 710—715.)

Giesenhagen, K., Entwicklungsgeschichte einer Milbengalle an Nephrolepis biserrata Schott. (Jahrb. f. wiss. Bot. *1917.* **58,** 66—105.)

Harms, H., s. unter Angiospermen.

Heins, A., Nochmals über Rußtau und Honigtau. (Glasnik hrvatskoga prirod. društva Agram. *1917.* **29,** 38—46.)

Keisler, K. von, Auftreten der Cercospora-Krankheit der Kartoffel in Nieder-Österreich. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. *1917.* **27,** 111—114.)

Kirchner, O. von, Disposition der Pflanzen für ansteckende Krankheiten. (Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturkunde in Württemberg. *1916.* **72,** 23—32.)

Lek, H. A. A. van der, Over het voorkomen van »biologische of physiologische rassen« bij plantenparasieten en de oeconomische beteekenis daarvan. (Tijdschr. over Plantenz. *1917.* **23,** 85—98.)

Stevens, F. L., Problems of plant pathology. (Bot. Gaz. *1917.* **63,** 297—306.)

Tubeuf, C. von, s. unter Physiologie.

Angewandte Botanik.

Beadle, C., and **Stevens, H. P.,** Seed selection in the cultivation of Hevea brasiliensis. (Kew Bull. *1917.* 19—24.)

Fallada, O., Bericht über die Tätigkeit der chemisch-technischen Versuchsstation des Centralvereins für die Rübenzucker-Industrie Österreichs und Ungarns für das Jahr 1916. (Österr.-Ungar. Zeitschr. f. Zuckerindustrie und Landwirtschaft. *1917.* **46,** 1—13.)

Fallada, O., Zur Rübensamenbeize mit Schwefelsäure. (Ebenda. 21—34.)

Greisenegger, J. K., Versuch mit Samenrüben unter Verwendung von Mangansulfat als katalytischem Dünger. (Ebenda. 13—21.)

Heim, F., Contribution à l'étude de l'huile de »Cay-Doc« du Tonkin. (Bull. écon. Indochine. *1917*. **20,** 135—139.)

Lakon, G., Über die Erkennung der spanischen Herkunft von Luzernesamen. (Landwirtschaftl. Jahrb. *1917*. **50,** 871—874.)

—, Über die Bedeutung von Cephalaria Transsilvanica Schrad. für die Erkennung der italienischen Herkunft von Kleesamen. (Ebenda. 863—869.)

Mansfield, W., Histology of medicinal plants. New York. *1916*. 305 S. 127 Taf. 54 Fig.

Maurizio, A., Die Nahrungsmittel aus Getreide. Bd. I. *1917*. Berlin, P. Parey. 464 S. 180 Abb. 2 Taf.

Molz, E., Über die Züchtung widerstandsfähiger Sorten unserer Kulturpflanzen. (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. *1917*. **5,** 121—244.)

Naumann, E., Lietzensee vid Berlin. En bild från den tillämpade hydrobiologien i stordrift. (Der Lietzensee bei Berlin. Ein Beispiel der angewandten Hydrobiologie in Großbetrieb.) (Skrift. utgiv. av Södra sveriges. Fisheriför. Lund. *1916*. 34 S.)

Pater, B., Bericht über das Arzneipflanzenversuchsfeld der landwirtschaftlichen Akademie in Kolozsvár. Heft II. Kolozsvár, Stief Jenö és Társa Könyvnyomdai Müintézete. *1917*. 78 S.

Schönberg, F., Der Walnußbaum, seine Anzucht und Pflege. Stuttgart. *1917*. 77 S. 35 Fig.

Stange, B., Kulturverfahren zur Vermehrung der Getreideerzeugung. (Die Naturw. *1917*. **5,** 497.)

Straub, W., Über Digitaliskultur. (Arch. d. Pharm. *1917*. **255,** 198—204.)

Vitek, E., Zur Methodik der Bestimmung der Keimfähigkeit von Rübensamen. (Zeitschr. Zuckerind. Böhmen. *1916*. **40,** 363—381.)

Wilde, J., Schutzwürdige (einheimische und ausländische) Bäume im Amtsbezirk Neustadt a. H. (Mitt. d. Bayer. bot. Ges. *1917*. **3,** 401—408.)

Technik.

Naumann, E., Om provtagning av bottengyttjor vid djuplodning. (Über das Einsammeln von Schlamm- und Gyttjeproben bei Tiefloten in Süßwasser). (Sverig. geol. Undersökings Årsbok. *1916*. **9,** 12 S.)

—, En enkel anordning för provtagning av djupvatten i sjöar. (Eine einfache Anordnung für die Entnahme biologischer Wasserproben aus tieferen Wasserschichten.) (Skrift. utgiv. av Södra sveriges Fisheriför. Lund. *1916*. 8 S.)

Verschiedenes.

Burgerstein, A., Julius Ritter v. Wiesner †. (Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien. *1917*. **67,** 6—12.)

Fedde, F., Lichtbilder zur Pflanzengeographie und Biologie. (Rep. spec. nov. *1916*. **14,** 412-416, 431—432.)

Ramsbottom, J., George Edward Massee (1850—1917.). (Journ. of Bot. *1917*. **60,** 223—227.)

Seward, A. C., H. H. Pearson, F. R. S., Sc. D. (Cambridge). (Ann. of Bot. *1917*. **31,** I—XVIII.)

Wagner, M., Wie belehren wir die Schüler über die Grundzüge der Pflanzenernährung unter Ausführung chemisch-analytischer, physiologischer nnd mikroskopischer Arbeiten? (Zeitschr. Lehrmittelw. u. pädag. Lit. *1917*. **13,** 97—105.)

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.



G. Karsten gez.

H. Laue, Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Morphologie, Biologie und Entwicklungsgeschichte von Cryptomyces Pteridis (Rebent.) Rehm.

Von

Karl Killian.

Mit 31 Abbildungen im Text.

A. Einleitung.

Über den Erreger einer Krankheitserscheinung des Adlerfarns, die als Rollkrankheit bezeichnet sein möge, ist nicht eben viel bekannt. Diese wird hervorgerufen durch einen parasitären Ascomyceten, welcher den Discomyceten und speziell der Familie der Phacidiineae zugerechnet wird. Der Pilz ist charakterisiert durch einen, dem Farnblatt eingesenkten Fruchtkörper, der sich äußerlich als kohliges hartes Gehäuse darstellt, das bei der Reife in der Mitte lappig aufreißt und dadurch das Hymenium mit den Ascis freilegt. Ferner ist bekannt, daß zu ihm eine Conidienform gehört, die von den früheren Autoren als besondere Art, Fusidium Pteridis, aufgefaßt wurde. Sonst aber bildet die Biologie und die Entwicklungsgeschichte des Schmarotzers eine terra incognita, die wir nunmehr betreten wollen.

B. Methodischer Teil.

Cryptomyces Pteridis tritt, auf dem Adlerfarn parasitierend, überaus häufig in den Forsten der Umgebung Proskaus (O.-Schles.) auf. Es konnte daher einmal der morphologische Charakter der Pilzerkrankung ununterbrochen das ganze Jahr hindurch studiert, und ebenso Material für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen in reichlicher Menge gesammelt werden. Im Sommer wurden die vom Pilze befallenen Teile des Adlerfarns — es handelt sich ausschließlich um die Fiederchen — in

kürzeren, bis 10 tägigen Intervallen gleich am Standort der Pflanze in Juelscher Flüssigkeit fixiert. Für den Winter dagegen, wo die Schneedecke das Sammeln erschwert hätte, wurden Proben des pilzbefallenen Laubes im Garten in Blumentöpfen aufbewahrt, die frei der Witterung ausgesetzt waren. Das Material wurde weiterhin nach ungefähr 12 stündigem Verweilen im Fixierungsmittel durch die steigende Alkoholreihe und Zedernholzöl gleich in Paraffin übergeführt und mit dem Mikrotom bearbeitet.

Als Färbemittel erwies sich das Heidenhainsche Hämatoxylin am brauchbarsten, das allein gleichmäßige und zuverlässige Resultate gab, allerdings nur dann, wenn es eine ganz bestimmte Zeit auf die Gewebe einwirkte. Es zeigte sich nämlich, daß die Färbezeit für ein und denselben Entwicklungszustand zwar stets gleich, bei ungleichaltrigen Stadien dagegen sehr verschieden ausfiel. Am geeignetsten erwies es sich, zunächst ausschließlich eine Differenzierung der Kerne vorzunehmen und erst danach durch ein nochmaliges meist kurzes Eintauchen in den Farbstoff auch das Plasma zu färben. Die Kernfärbung der jüngsten Stadien, wie sie im Juli vorkommen, erforderte eine ungefähr 12 stündige Einwirkung des Eisenalauns und ebenso des Hämatoxylins, später im August sank die Färbezeit auf 6—4 Stunden, während der Wintermonate auf 1—$^3/_4$ Stunden. Die Stadien des Monats März verlangten wiederum eine 2 stündige, die des Monats Mai eine 3—4 stündige Einwirkungsdauer. Diese verschiedene Affinität zum Farbstoff steht nun, wie aus dem speziellen Teil hervorgehen wird, in gesetzmäßigem Zusammenhang mit der größeren oder geringerem Wachstumsenergie, die wir während der einzelnen Jahreszeiten beobachten. — Die so gefärbten Präparate wurden in den meisten Fällen bei 1000 facher Vergrößerung gezeichnet und bei der Reproduktion verschieden verkleinert, wie aus der betreffenden Figurenerklärung zu ersehen ist.

C. Morphologisch-biologischer Teil.

Die Lebensgeschichte des Pilzes sei im Nachfolgenden an Hand meiner eigenen Beobachtungen beschrieben, wie ich sie

beispielsweise im Jahre 1916 und 1917 machte. Als Material dienten mir rollkranke Adlerfarne, die am natürlichen Standort einzeln markiert worden waren.

Bei der extrem parasitären Natur von Cryptomyces ist nämlich dessen Biologie eng mit der seiner Wirtspflanze verknüpft; es müssen daher notwendigerweise beide eine gemeinsame Besprechung erfahren.

Wir beginnen naturgemäß mit dem ersten Auftreten der Wirtspflanze, das bekanntlich kurz nach dem Erwachen der Vegetation im Frühling erfolgt. Im Beobachtungsjahre 1917 setzte die Frühjahrswitterung zu Beginn des Monats Mai ein, und ungefähr nach 12 Tagen reckten die ersten Adlerfarne ihre Triebe aus dem toten Laub hervor. Wie allgemein bekannt, sind diese zunächst nach Art eines Bischofstabes eingerollt und wachsen in diesem Zustand zu einer gewissen Länge heran. Erst dann beginnen die Blattrollen sich zu entfalten, und zunächst werden 3 Äste sichtbar. Am weitesten sind die beiden untersten, älteren entwickelt, während der mittlere, welcher den Vegetationspunkt der Spitze geborgen hält, länger in der Knospenlage verharrt. Das junge Laub breitet sich zunächst unregelmäßig aus und zeigt noch eine Zeitlang die verknitterten Formen der Knospenlage. Kaum hatte es sich etwas geglättet, da setzte (am 16. V) ein Frühlingsregen ein, der einmal auf die weitere Entfaltung merklich begünstigend einwirkte, aber auch seinen Feind, den Cryptomyces-Pilz zu neuen Leben erweckte. Wie ist es nun möglich, daß der Schmarotzer gerade jetzt auf dem Posten ist? Denn die verflossenen rauhen Wintermonate scheinen doch für die Entwicklung eines Pilzes denkbar ungeeignet. Die Antwort auf diese Frage ist leicht zu geben, wenn wir die Art und die Stätte seiner Überwinterung ermittelt haben. Nicht lange werden wir darnach suchen. Allenthalben bedeckt noch am Orte seiner vorjährigen Vegetation das tote Farnlaub in Form vertrockneter und vermoderter Überreste den Boden. In deren Schutz hat der Pilz seine Winterfruchtkörper angelegt, die an den Fiederchen als schwarze Striche noch deutlich zu sehen sind (Abb. 1). Gerade im Spätherbst, als noch genügend Feuchtigkeit vorhanden war, hat der Pilz, im Innern der widerstandsfähigen Überwinterungs-

organe geborgen, seine Entwicklung soweit vorwärts gebracht, daß jetzt der geringste Anstoß genügt, um sie ganz zu Ende zu führen. Mit den ersten wärmeren Maitagen vollzog sich die definitive Reife der Ascusfruchtkörper, die jetzt zur Ausübung ihrer Lebensaufgabe, der Ansteckung des jungen Farnlaubes bereit sind. Der Regen, der am 17 Mai nachts und teilweise am nächsten Tage einsetzte (der Pluviograph der



Abb. 1. Zwischen dem toten mit Pilzrunzeln bedeckten vorigjährigen Farnlaub wächst ein junger Pteristrieb hervor.

meteorologischen Station zu Proskau[1] registrierte morgens 2,9 mm) genügte um die vertrockneten Laubüberreste des vorigen Jahres zu durchnässen und die Pilzrunzeln zum Aufquellen zu bringen. Nunmehr konnten die Asci ihren Sporeninhalt entleeren. Der Erfolg ließ nicht lange auf sich warten: Schon nach 2 Tagen, am 19. V., zeigten mehrere der jungen Farnpflanzen eine eigentümliche Veränderung des Laubes. Es hatten sich die einzelnen Fiederchen kahnförmig eingerollt, die gewölbte Seite nach unten (Abb. 2). Relativ am deutlichsten

[1]) Dem Leiter der meteorologischen Station zu Proskau, Herrn Prof. Otto, möchte ich für die Überlassung der Witterungsberichte auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

war die Erscheinung an den untersten ältesten Fiederchen, doch war vorläufig nur dem geübten Auge eine Veränderung erkennbar. Im weiteren Verlauf der Erkrankung bestätigte sich nun tatsächlich die Annahme, daß die Rollung der Fiederchen das erste Anzeichen der Pilzinvasion darstellt, indem dieselbe immer deutlicher in die Erscheinung trat. Auch kamen bald, nach 4 Tagen, neue Symptome der Erkrankung hinzu. Das ganze Laub nahm einen gelblich grünen, schon von weitem auffallenden Farbenton an, ähnlich wie er bei schädigender Sonnenbestrahlung auftritt. Besonders stark trat diese Verfärbung an der Unterseite der Fiederchen auf, erstreckte sich jedoch bloß auf zwischen den die Adern liegenden Stellen, während die Blattnervatur ihren normalen Ton bewahrte und sich dadurch kräftiger abhob (Abb. 3). Gesunde Fiederchen dagegen sind auf der Unterseite von gleichmäßiger blaugrüner Farbe (Abb. 3 links). Am typischsten zeigte sich das Krankheitsbild wieder an den



Abb. 2. Über dem vorigjährigen, mit Pilzrunzeln bedeckten Farnlaub haben sich die diesjährigen Triebe entfaltet, welche bereits die ersten Krankheitssymptome aufweisen.

ältesten, zu unterst stehenden Ästen, weiter nach oben wurden die Symptome der Erkrankung immer undeutlicher, um nach der Spitze gänzlich zu verschwinden. — Der Befall war an den markierten Pflanzen so gleichmäßig, daß er jetzt noch Rückschlüsse auf das Datum der Infektion ermöglichte. Nun zeigten aber auch andere, benachbarte Pflanzen die ersten Anzeichen der Erkrankung, trotzdem sie bis dahin ihr normales Aussehen

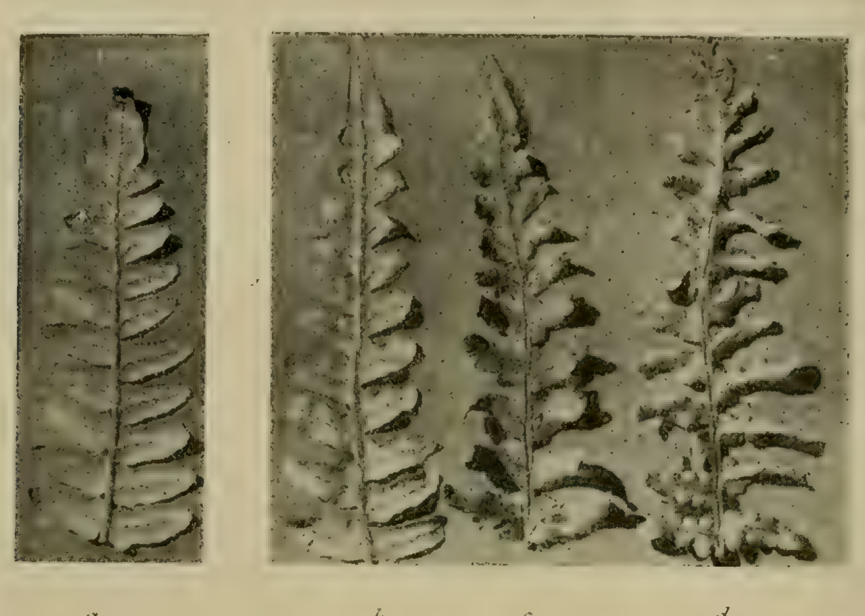


Abb. 3. *a* normale Fieder von der Unterseite, *b* erkrankte Fiedern mit gelben Interkostalfeldern von der Unterseite, *c* und *d* erkrankte Fiedern von der Oberseite.

bewahrt hatten. Eine Infektion in der Zwischenzeit war ausgeschlossen, da es nicht geregnet hatte, Ascussporen also nicht ausgeschleudert sein konnten und Sommersporen von Cryptomyces damals noch nicht aufgetreten waren. Aus dieser Beobachtung geht hervor, daß die Inkubationszeit für die einzelnen Pflanzen verschieden ist. Es wirft sich natürlich sofort die Frage auf, wie die Verschiedenheit zu erklären ist. Einmal werden wir an Unterschiede des Standorts denken. Daß diese tatsächlich eine Rolle spielen, erhellt aus folgendem Beispiel: In einem Teile des Proskauer Forstes, der mit hohen dichten Kiefern bestanden war, konnte nach dem Regen vom 17. Mai keine einzige Erkrankung nachgewiesen werden, trotzdem der Farn sich in jugendlichem Entwicklungszustand befand und sporenhaltiges vorjähriges Laub in Menge vorhanden

war. Erst als am 26. und 27. Mai Niederschlagsmengen von 3,9—8,9 mm fielen, traten auch hier nach der »vorschriftsmäßigen« Inkubationszeit von 2 Tagen typische Krankheitssymptome auf. Offenbar ermöglichte an dieser Stelle die starke Überdachung verbunden mit dem relativ geringen Niederschlag von 2,9 mm am 17. V. nicht das Zustandekommen einer Infektion. — Das wäre ein relativ einfacher Fall, der zeigt, daß manchmal rein örtliche Bedingungen über die Immunität des Wirtes entscheiden. Meistens dürfte aber die Disposition des Wirtes von ausschlaggebender Bedeutung sein; speziell beim Adlerfarn spielt das Alter der Pflanze die Hauptrolle. Das geht aus folgender Beobachtung hervor: die Pterisvegetation einer Gegend erscheint bekanntlich niemals gleichzeitig, sondern schubweise. So auch im Beobachtungsjahre. Ein Teil derselben trat beispielsweise erst nach dem Regen vom 16. V. auf. Hier kam die Infektion erst beim nächsten Regenfalle am 26. V. zustande, und nach Ablauf der üblichen Inkubationszeit waren die ersten Krankheitssymptome zu erkennen. An diesem Fall interessiert uns nur die eine Tatsache, daß sich allgemein der Sporenvorrat bei der ersten Ausschleuderung noch nicht erschöpft hatte, sondern daß noch am 26. Mai infektionstüchtige Ascussporen vorhanden waren. Es ist somit anzunehmen, daß noch am Ende des Monats, bei jedem Regenfalle, auch solche Pflanzen immer wieder von einem Schauer von Pilzsporen getroffen wurden, die bisher gesund geblieben waren. Nichtsdestoweniger kam an derartigen älteren Farnen niemals ein neuer Krankheitsfall zur Beobachtung. Es folgt daraus, daß der Adlerfarn nur bis zu einem gewissen Alter für die Rollkrankheit empfänglich ist, später aber immun wird. Infektionsversuche am natürlichen Standorte ließen denn auch erkennen, daß gerade junge Pflanzen, die eben ihr Laub entfaltet hatten, besonders heftig erkrankten und in Bälde eingingen. Hingegen zeigte die Beobachtung ein nur langsames Fortschreiten der Erkrankung bei solchen Individuen, die sich durch rasche Entwicklung ihres Laubes schneller dem ausgewachsenen Zustande näherten. Das ist z. B. der Fall bei den raschwüchsigen Schattenpflanzen des Adlerfarns. Es weisen da nicht selten nur die unteren Teile des Fiederchens Anzeichen der Pilzin-

vasion auf, während die randlichen Partien gänzlich verschont bleiben (Abb. 4b). Hier wäre also die Resistenz dadurch bedingt, daß die Wirtspflanze rasch dem kritischen Entwicklungszustand entwächst[1]. Im späteren Entwicklungsalter des Farns kommt allerdings eine derartige Widerstandskraft auch der jugendlichen Teile so wie so zustande. Das geht unzweideutig daraus hervor, daß an älteren Adlerfarnen ein ausschließlicher





a *b*

Abb. 4. A. Fiedern des Adlerfarns von der Unterseite. *a* normal. *b* schwach befallen.

Befall der embryonalen Triebspitzen niemals beobachtet werden konnte. Wird aber die Farnpflanze während des kritischen Stadiums in disponiblem Zustande vom Parasiten befallen, so bleibt meist auch nicht eine Fieder verschont (Abb. 4B). Allerdings kamen auch da Fälle zur Beobachtung, wo noch nachträglich die Spitze einer solchen unrettbar erkrankten Pflanze nach einigen Regentagen wieder kräftig austrieb, wie etwa ein Baum nach heftigem Insektenfraß frische Triebe bildet. Trotzdem entgingen diese Teile der nachträglichen Ansteckung nicht. Es können natürlich solche Spätinfektionen auch von dem Mycel herrühren, das von den älteren Teilen in die jungen Triebe hineinwächst. Gerade diese Beobachtung zeigt, daß es bei dem Ringen zwischen dem Farne und seinem Parasiten

[1]) Ähnliches gilt für die Resistenz der Rübenkeimlinge gegen Wurzelbrand.

allem Anschein nach besonders darauf ankommt, wer Herr der jungen noch entwicklungsfähigen Teile wird. Schon in den ersten Tagen nach der Infektion, dann, wenn die äußeren Krankheitssymptome noch am wenigsten auffällig sind, dürfte die Entscheidung über diese »vitale« Frage fallen und zwar geht das, je nach der Widerstandsfähigkeit des Wirtes, bald schneller, bald langsamer, wie eben die verschiedene Dauer der Inkubationszeit beweist. Ist einmal der Pilz bis zur Spitze vorgedrungen, so ist das Schicksal der Farnpflanze besiegelt, und der Parasit kann nun daran gehen, die älteren Blatteile ausgiebiger zu besetzen. Jetzt häufen sich die Pilzfäden in den äußeren Schichten des Blattgewebes stärker an und verdecken dadurch die grüne Farbe des Mesenchyms. So kommen die gelben Flecke auf der Unterseite der Fiederchen zustande, welche das nächstfolgende Infektionsstadium charakterisieren. War auch die Inkubationsdauer, als der Kampf zwischen Wirt und Parasit noch unentschieden war, verschieden lang und von der individuellen Resistenz des Wirtes abhängig, so beobachten wir nun, daß die Gelbfärbung zwischen den Adern ganz regelmäßige Fortschritte macht, so daß 17—20 Tage von der Infektion an gerechnet sämtliche Fiederchen bis zur Spitze deutlich scheckig geworden sind. Nunmehr hat der Pilz den Wirt



Abb. 4. B. Fiedern des Adlerfarns von der Unterseite, stark befallen.

durch die Geschwindigkeit seines Wachstums definitiv überflügelt und dessen Widerstand gebrochen. Eine Folge davon ist, daß auch das Längenwachstum des Farnes stockt, welches schon vorher beträchtlich verlangsamt worden war, und daß neue Teile überhaupt nicht mehr angelegt werden. Kurz, im Kampfe um die jungen, entwicklungsfähigen Teile ist der Pilz Sieger geblieben, und jetzt machen sich auch die Symptome der Krankheit, die er hervorruft, auffallender bemerkbar; am stärksten treten diese natürlich da auf, wo er seinen Hauptsitz hat. So einmal auf der Blattunterseite, deren Gewebe er hauptsächlich bewohnt, wie in einem späteren Teil zu schildern sein wird. Die Oberseite dagegen ist in ihrem Wachstum weniger gehemmt und dadurch kommt eben jene kahnförmige Wölbung zustande. — Im weiteren Verlauf der Erkrankung erfährt nun das Farnlaub noch andere Deformationen. Es rollt sich die Spitze stärker wie die Basis, und außerdem beginnen sich die Fiederchen flügelartig nach oben zu heben. Das betrifft die Einzelfiedern sowohl wie die Gesamtfiedern. Diese Erscheinung dürfte eine ungezwungene Erklärung darin finden, daß die unteren Teile der Blättchen mehr durch das Netzwerk der Adern versteift sind; diese letzteren aber sind dem Pilze unzugänglich, wie ihre normale Farbe makroskopisch andeutet und auch der mikroskopische Befund beweist. — Im späteren Alter allerdings fällt die Blattrollung unregelmäßiger aus, da die Differenzen in der Wachstumsgeschwindigkeit zwischen den verpilzten Stellen und den pilzfreien Arealen mehr und mehr zunehmen. Es sind ja letztere dem Schmarotzer für immer unzugänglich, der nur jugendliche Teile zu befallen vermag. Aus diesem Grunde muß der Parasit schließlich allen verfügbaren Raum ausgefüllt haben. Es kann demnach nicht ausbleiben, daß die vom Wirte gelieferte Nahrung sich zu erschöpfen anfängt. Wie das im Pflanzenreich allgemein üblich ist, beginnt auch der Pilz unter diesen Umständen seine Fruchtkörper anzulegen. Diese treten zunächst als braune Punkte in die Erscheinung, die besonders bei durchfallendem Lichte deutlich sichtbar sind; sie verbreiten sich von der Basis der Fieder allmählich zur Spitze. Die ersten unter ihnen erscheinen 10—17 Tage nach der Infektion; doch beanspruchen

diese Zeitangaben keine allzugroße Bedeutung, da neben den individuellen Verhältnissen des Wirtes auch die Witterungserscheinungen den Entwicklungsgang des Pilzes merklich beeinflussen. Nach weiteren 8 Tagen machen sich nun neben den braunen auch schwarze Pünktchen bemerkbar (1917: Anfang Juni), die wiederum schrittweise auf die jüngeren Teile übergreifen. Zuerst sind sie klein, fließen aber zu größeren Komplexen und Strichen zusammen, und dadurch, daß sie schließlich die



Abb. 5. Erkrankte Fiederchen des Adlerfarns von der Unterseite, von links nach rechts in steigendem Maße schwarze Pilzrunzeln aufweisend.

ganzen Interkostalfelder besetzen, erhalten sie einen den Adern parallelen Verlauf (Abb. 5). Verglichen mit den gelben Flecken sind die schwarzen Fruchtkörper viel auffallender; da ihre Größenzunahme regelmäßig erfolgt, so ermöglicht ihr Umfang direkt Rückschlüsse auf das Alter der betreffenden Infektionsstelle. Richten wir unsere Aufmerksamkeit speziell auf diesen Punkt, so finden wir in Übereinstimmung mit unseren früheren Beobachtungen, daß die ältesten Infektionen überwiegend an den älteren Fiedern zu treffen sind und nach den jüngeren Teilen mit ziemlicher Regelmäßigkeit abnehmen. Dazwischen finden sich dann immer noch Areale, die vollständig pilzfrei sind (Abb. 6). Es ist, wie schon früher angedeutet, anzunehmen, daß hier der Pilz auf einen stärkeren Widerstand von Seiten des Wirtes stieß. Solche wenig befallenen Farnpflanzen do-

kumentieren sich auch dadurch, daß die Krankheitssymptome im allgemeinen wenig ausgeprägter Natur sind. Es ist nun bemerkenswert, daß hier die ältesten schwarzen Fruchtkörper nicht wie sonst; regelmäßig auf die ältesten Blattfiedern verteilt sind, sondern unregelmäßig zerstreut vorkommen. Die früheren Beobachtungen dürften eine ungezwungene Erklärung dieser Erscheinung vermitteln. Eine Folge des starken Widerstandes, den das Pilzmycel bei solchen resistenten Pflanzen findet, wird sein, daß eine Durchwucherung der ganzen Pflanze hier weniger stattfindet; vielmehr beschränkt sich die Ausbreitung der Hyphen mehr auf seine Ursprungsstellen, da eben, wo zufällig die Ascusspore hingeschleudert wurde. Dort kommen denn auch die ersten schwarzen Fruchtkörper zur Ausbildung, die somit die Stellen der Primärinfektion markieren; diese aber sind naturgemäß nach den Gesetzen des Zufalls zerstreut. Anders verhalten sich die Dinge bei weniger resistenten Pflanzen. Hier konnte sich, bei der starken Disposition der Wirtspflanze, das keimende Mycel durch den ganzen Pflanzenkörper hindurch verbreiten und sich dann besonders in den nährstoffreichen unteren Teilen der Blattfiedern einnisten. So erklärt es sich, daß gerade dort die ersten schwarzen Pilzrunzeln zur Ausbildung gelangen. Es ist also in diesem Falle die Primärinfektion durch die sekundäre vegetative Ausbreitung des Pilzes unkenntlich geworden. Diese sekundäre Infektion



Abb. 6. Fieder des Adlerfarns von unten, teilweise befallen.

kann nun außer durch vegetatives Wachstum auch noch auf andere Weise stattfinden. Wie nämlich im späteren Abschnitt nachzuweisen ist, bildet der Pilz bald nach der Infektion auch Fortpflanzungsorgane und zwar gerade diejenigen, welche für die sofortige Verbreitung bestimmt sind, die Conidien. Diese zeichnen sich aus durch ihre reichliche Anzahl und ihre leichte Loslösbarkeit, zwei Eigenschaften, die eine starke Aussäung durch den Regen garantieren. Auf diesem Wege ermöglichen sie es dem Pilze, auch die Schranken zu überschreiten, die den vegetativen Fäden unpassierbar sind, nämlich die sclerenchymatischen Gewebe der Adern und der Blattstiele. Die Conidien sind es weiterhin, welche später, nach dem Verschwinden der Ascusgeneration, immer wieder die jungen Nachschübe des Adlerfarns anstecken. Letztere finden wir nämlich die ganze Vegetationsperiode hindurch bis in den November hinein. Gerade dann, unter den der Vegetation ungünstigen Verhältnissen, lassen sich noch viele neue Krankheitsfälle am Adlerfarn feststellen.

Als Ergebnis unserer Beobachtungen stellen wir nochmals fest, daß wir bei dem Infektionsvorgange des Adlerfarns durch Cryptomyces den primären Infektionsvorgang von dem sekundären, makroskopisch durch das Auftreten der Fruchtkörper erkennbaren Ausbreitungsvorgang auseinanderhalten müssen. Daß die meisten Farnpflanzen gleichmäßig von den ältesten Teilen beginnend zu den jüngeren abnehmend befallen werden, andere dagegen unregelmäßiger, wird uns danach weniger rätselhaft erscheinen.

Der weitere Verlauf der Erkrankung bietet wenig Neues. Je nach dem Alter, in dem die Infektion des Farnes erfolgt, bedeckt er sich mehr oder weniger rasch mit den schwarzen Pilzrunzeln. Es läßt sich demnach der Unterschied des Alters in dem die Erkrankung stattfand, auch später immer noch daran feststellen, daß ältere Pflanzen im allgemeinen weniger befallen werden wie jüngere; das beweist nochmals die ausschlaggebende Bedeutung, welche dem Entwicklungszustand als disponierendem Moment zukommt. Allerdings gilt das nicht mehr für extreme Fälle, z. B. für ganz schwächliche oder schadhafte Pflanzen. Durch die ungünstigen Ernährungsverhältnisse wird hier auch der Pilz beeinflußt, und es kommt, ähnlich wie bei den

Schattenpflanzen nur noch zur Bildung vereinzelter Fruchtkörper. — Mag nun der Befall früh oder später seinen Höhepunkt erreichen, auf alle Fälle leidet die Wirtspflanze sehr unter dem Pilze. Es wurde bereits erwähnt, daß ihr Längenwachstum und ihre ganze Ausgestaltung stark gehemmt erscheint; doch sind es noch andere, lebenswichtigere Funktionen



Abb. 7. Links eine gesunde Pflanze, in der Mitte teilweise abgestorbene, rechts ganz eingetrocknete von Cryptomyces befallene Adlerfarne (August).

die eine Einbuße erleiden. Schon äußerlich deutet die gelblichbraune Verfärbung des Laubes, die bei besonders stark erkrankten Pflanzen auch auf der Oberseite sichtbar wird, eine Schädigung des Chlorophyllapparates an — der mikroskopische Befund wird das bestätigen —, die ihrerseits eine Beeinträchtigung der Assimilation bedingen muß. Ob letztere bloß primär oder auch noch sekundär korrelativ gehemmt wird, dadurch daß die Transpiration und Gaszirkulation verändert wird, wäre eine physiologisch nicht uninteressante Frage. Für diese beiden Funktionen jedenfalls zeigt die unmittelbare Beobachtung eine starke Beeinflussung durch den Parasiten, auf

dessen Gegenwart es zurückzuführen ist, daß die Transpiration die Wasserzufuhr übertrifft. Das ist ja nach Appel ganz allgemein die Ursache der Blattrollkrankheiten. — Wie haben wir uns nun diese Einwirkung des Parasiten auf seine Wirtspflanze zu denken? Der Pilz vegetiert, das sei später ausführlicher geschildert, hauptsächlich in den Atemhöhlen und



Abb. 8. Zwei vertrocknete Farnmumien (Oktober); die linke zeigt starken Befall von Cryptomyces, die rechte erscheint normal.

den angrenzenden Interzellularen; daselbst finden wir auch seine Fruchtkörper. Diese keilen sich stets zwischen den beiden Schließzellen ein und hindern sie sowie die Epidermiszellen an der Ausübung ihrer regulierenden Funktionen. Werden diese nur wenig beansprucht, wie es beispielsweise bei Schattenpflanzen der Fall ist, so ist der Schaden relativ gering, wird aber ganz empfindlich dort, wo die betreffenden Organe besonders leistungsfähig sein sollen, nämlich bei kräftiger Sonnenbestrahlung [1]. So ist es denn zu erklären, daß an hellen

[1]) Daß Krankheitssymptome bei Besonnung viel schwerer ausfallen wie im Schatten, gilt für parasitäre aber auch für nicht parasitäre Erkrankungen; das beweisen die neueren Erfahrungen von Ewert (1917) über die Schädigungen der Vegetation durch Teeröldämpfe.

Stellen, an Wegrändern und Waldlichtungen die erkrankten Adlerfarne eher zum Welken neigen; besonders auffällig ist das für deren zarte Spitzen, die oft schlaff herabhängen und in vielen Fällen in embryonalem Zustande stehen bleiben. Dasselbe gilt natürlich für junge Pflanzen. Ältere dagegen haben unter dem unnatürlichen Verhältnis insofern etwas weniger zu leiden als hier die dichtere Pilzschicht die Epidermis notdürftig ersetzt, und

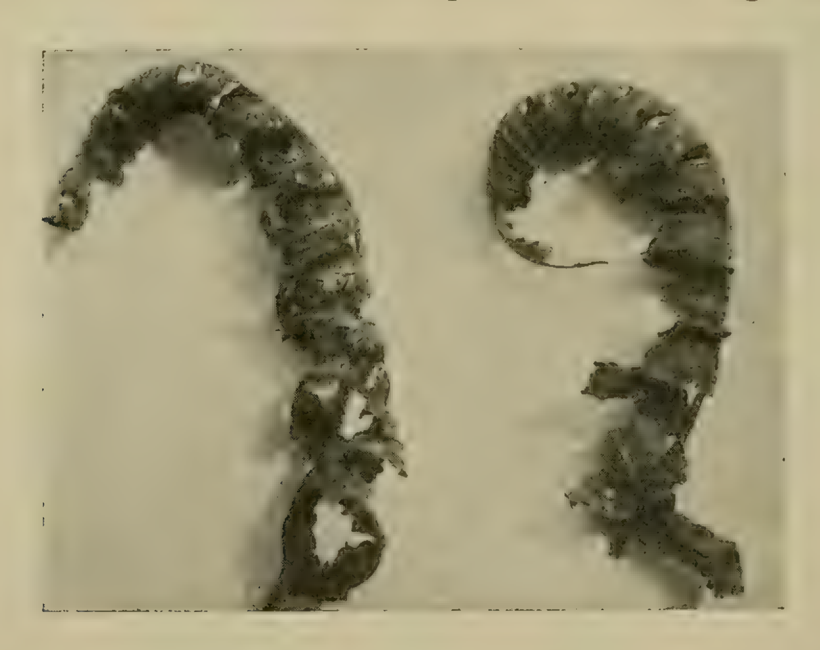


Abb. 9. Eingetrocknete, von Cryptomyces befallene Rollblätter des Adlerfarns.

die Transpiraticn weniger schädigt. Trotzdem kommen auch an diesen die übrigen Symptome der Krankheit, die Rollung der Fiedern und Äste im Sonnenlicht kräftiger zum Ausdruck, wie an schattigen Orten. Eine notwendige Folge dieser Schwächung ist es, daß an derartigen Stellen die Empfindlichkeit der Pflanze gegen äußere Schädigungen bedeutend stärker ist. Manche Einflüsse, die an der normalen Pflanze durch ihr Regulationsvermögen spurlos vorübergehen, führen bei jenen den Tod herbei. Hierher gehört vor allen Dingen hohe Temperatur und Lufttrockenheit. Das trat gerade in diesem Jahre deutlich in die Erscheinung, als schon in der Mitte des Monats Juni das Thermometer 30° überschritt und die absolute Luftfeuchtigkeit auf 7 mm herabsank. Pflanzen, die schon einen Monat lang mit der Krankheit behaftet ge-

wesen waren, trockneten, von der Spitze beginnend unter Vergilbung des Laubes in wenigen Tagen völlig ein. Kräftigere »Patienten« dagegen zeigten mehr lokalisierte Nekrose in Form von braunen Flecken in den Interkostalfeldern, die erst auf der Blattunterseite auftraten, um allmählich auch auf der Oberseite größere Areale einzunehmen. Einzelne Fiedern waren hier schon Ende Juni vollständig verdorrt. Dieses Eintrocknen griff im Laufe des Sommers meistens von den jüngeren zu den älteren Teilen fortschreitend, immer weiter um sich. Schon im August sind dann derartige abgetötete und verdorrte Pflanzen sehr oft anzutreffen (Abb. 7). Im Oktober, wenn der Herbst auch den normalen Pflanzen ein Lebensende gesetzt hat, bleiben gesunde und kranke Adlerfarne noch längere Zeit als Mumien nebeneinander stehen (Abb. 8). Auch jetzt noch ist die Blattrollung der pilzbefallenen Pflanze besonders auffällig (Abb. 9). Schließlich werden die Gerippe von den Winterstürmen niedergemäht. Auf dem Erdboden zerfallen sie — es zerbröckeln die Cryptomyces-Farne viel schneller wie die unbefallenen — und es lösen sich die Blattrollen in Stücke auf. Da diese vom Winde leichter hinweggefegt werden — ähnlich wie die gerollte Jerichorose —, so können sie im nächsten Frühjahr in weiterem Umkreise wiederum als Ansteckungsherde dienen.

D. Entwicklungsgeschichtlicher Teil.

a) Die Entwicklung von der Spore bis zur Geschlechtsreife.

Nachdem nunmehr das morphologische Krankheitsbild in seinen wesentlichen Zügen festgelegt wurde, gehen wir dazu über, dasselbe durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zu vervollständigen. Wir beginnen natürlich wiederum mit denjenigen Stadien, welche mit den ersten Symptomen der Pilzinvasion zusammenfallen. Es zeigten unsere Beobachtungen, daß diese ersten Anzeichen mit dem Ausspritzen der Ascussporen in ursächlichem Zusammenhange stehen. Es drängt sich daher zunächst die Frage auf, wie jene eine Ansteckung des jungen Farnlaubes zustande bringen. Um eine Entscheidung herbeizuführen, wurden Versuche gemacht, die Sporen unter künstlichen Bedingungen zum Auskeimen zu bringen. Die einfache Methode ist die,

vorigjährigen Fiederchen von Pteridien, die bereits aufspringende Runzeln zeigen, in einem Probierröhrchen mit Wasser durchzuschütteln. Es fiel tatsächlich nicht schwer, auf diesem Wege eine Menge von Sporen zu gewinnen. Diese wurden nun in alle möglichen Flüssigkeiten, Dekokte und Zuckerlösungen gebracht. Doch entsprachen die Ergebnisse keineswegs den Erwartungen, da die Keimung ganz unbeständig ausfiel. Es lag nahe anzunehmen, daß der flüssige Nährboden sich für die Keimung in diesem Falle nicht eigne, und daß der fehlende Kontakt für den Ausfall verantwortlich zu machen sei. Aus diesem Grunde kam eine andere, bei den Mykologen gebräuchliche Methode zur Anwendung, welche darin besteht, daß man die Sporen durch die bekannten natürlichen Quellungsvorgänge bei der Ejakulation auf den Nährboden in eine Petrischale spritzen läßt. Zu diesem Zwecke wurden reife pilzbefallene Pteris-Fiederchen durchfeuchtet und sofort am Deckel einer sterilisierten, mit Nährboden beschickten Kulturschale angeklebt. Waren die Kulturen zur mikroskopischen Kontrolle bestimmt, so wurde der Nährboden in dünner Schicht auf Objektträger gegossen. (Die Methode ist in den Hymenomycetenstudien V von Kniep — Ztsch. f. Bot. 1917 — beschrieben). Um sekundäre Infektionen des Nährbodens durch Schimmelpilze zu verhindern, wurde der Deckel mit den Blättchen schon am folgenden Tage durch einen sterilisierten ersetzt. Auf diesem Wege gelang es in den allermeisten Fällen, Keimung von Sporen zu beobachten und durch Überimpfen aus dem Ausgangsmaterial, das übrigens schon ziemlich einheitlich war, reine Pilzkulturen zu gewinnen. Das äußere Bild der Kulturen sprach ganz für deren Identität mit dem Erreger der Rollkrankheit, da die Entwicklung wie die spätere Gestalt der Fruchtkörper den bekannten Erscheinungen an der lebenden Farnpflanze durchaus entsprachen. Es bildeten sich nämlich zuerst braune, dann schwarze Fruktifikationen aus, die zunächst als Punkte auftraten, später in Strichen zusammenflossen. Gegen die Identität aber sprachen die Eigenschaften des Pilzes, der für einen Parasiten ein zu starkes Wachstum auf allen ihm gebotenen Nährböden zeigte. Die mikroskopische Untersuchung vollends zeigte, daß man es zwar mit einem Ascomyceten zu tun hatte, der jedoch im Aus-

maß der Sporen und Hyphen größere Unterschiede von Cryptomyces erkennen ließ. Der Verdacht, es handle sich um einen im Pterislaube vegetierenden Saprophyten, der gleichzeitig mit den Ascussporen von Cryptomyces ausgeschleudert wird, sich aber unter künstlichen Bedingungen allein entwickelt, verdichtete sich zur Gewißheit, als tatsächlich derartige fremde Ascomyceten, wenn auch in nur seltenen Fällen, aufgefunden werden konnten. Im Laube siedeln sich, wie erwähnt, solche Eindringlinge nur vereinzelt an, konnten aber regelmäßig in abgestorbenen Stengeln des Adlerfarns nachgewiesen werden. — Der Gedanke lag nahe, durch die Sporenentnahme aus grünen Blättern diese ungebetenen Gäste auszuschließen. Dort findet man nämlich den ganzen Sommer hindurch Cryptomyces-Conidien. Keimungsversuche, die mit letzteren angesetzt wurden, schlugen aber gänzlich fehl. Es scheint nach diesen Erfahrungen die Kultur des Pilzes auf künstlichen Nährböden kaum Aussicht auf Erfolg zu bieten. Das bestätigt auch die Arbeit eines früheren Untersuchers (Meyer 1888). Es galt daher, dem Pilze natürlichere Keimungsbedingungen zu schaffen. Zu diesem Zwecke wurde sporenhaltiger Wassertropfen auf die Ober- und Unterseite lebender Fiederchen gebracht, diese in der feuchten Kammer aufbewahrt und in regelmäßigen Abständen untersucht. Es zeigte sich aber nur, daß die Ascussporen tagelang unverändert auf der Blattepidermis ruhten. — Schien es somit unmöglich, auf experimentellem Wege den Ansprüchen des Pilzes gerecht zu werden, so führte doch eine andere Methode zum Ziel. Es war die Untersuchung von Pterispflanzen, die in der Natur unter ganz normalen Bedingungen der Infektion durch den Parasiten ausgesetzt gewesen waren. Mit Absicht wurden solche Farne gewählt, die niedrigen Wuchs zeigten und dadurch der Infektionsquelle möglichst nahe waren. Das Material wurde Anfang Juni gesammelt, als es nach längerer Trockenperiode mehrere Male regnete und einige der jungen Farnwedel, durch die Feuchtigkeit begünstigt, ihr Laub eben aufgerollt hatten. Auf der Blattunterseite fanden sich denn auch zahlreiche Sporenkeimungen. Tangialschnitte zeigten, daß sich die Spore zuerst mit der Unterlage verklebt. Dadurch daß sie sich plastisch allen Unebenheiten anpreßt, schmiegt sie

sich eng an die Oberfläche der Epidermis an; ihre Umrisse nehmen dabei unregelmäßige Gestalt an. Nun entsendet sie 1 oder 2 Keimschläuche, die jedoch nur kurz bleiben und deren Wachstumsrichtung keine Gesetzmäßigkeit erkennen läßt. Mehr wie das war an Flächenschnitten nicht zu sehen, insbesondere erlaubten sie keine Entscheidung über die wichtige Frage, wie eigentlich der Pilz in das Innere der Wirtspflanze eindringt. Denn nirgends konnte ein Durchbrechen der festgefügten Epidermis beobachtet werden. Günstigere Resultate lieferte erst die Untersuchung von Querschnitten, insbesondere derjenigen, welche die Spaltöffnungen trafen. Fanden sich an solchen Stellen zufällig Cryptomycessporen, so war mit unzweideutiger Klarheit festzustellen, auf welchem Wege das Blatt infiziert wird. Das soll die Abb. 10 erläutern. Wir sehen hier auf dem Blattquerschnitt, daß 2 Sporen in die Atemhöhle hineingelangt sind; die linke hat bereits 2 Keimschläuche ausgebildet, während die rechte in ihrer Entwicklung noch weiter zurück ist. Der Keimfaden wächst in gekrümmter Bahn; bei dem rechten erkennt man wie die Spitze den Wänden entlang kriecht, als bestände eine chemotropische Anziehung. Es verläuft der beschriebene Keimungsvorgang offenbar sehr schnell und wird bald durch sekundäre Veränderungen verwischt, denn so junge Stadien gelangen nur selten zur Beobachtung. Trotzdem ist mit Sicherheit anzunehmen, daß der Pilz stets seinen



Abb. 10. Querschnitt durch die Atemhöhle einer Pterisfieder mit einer keimenden Cryptomycesspore. (Vergr. ca. 830fach.)

Weg durch die Spaltöffnungen einschlägt. Doch wie, wird man fragen, gelangt die unbewegliche Spore gerade dorthin? Vergegenwärtigen wir uns einmal die näheren Umstände eines Infektionsvorgangs, so erscheint das weniger rätselhaft: Es regnet, das tote, mit Cryptomycesrunzeln bedeckte Laub wird durchnäßt, und aus dem gequollenen Acsusinhalt werden Sporen in großen Mengen herausgeschleudert. Als Luftplankton von den Strömungen fortgetragen, gelangen sie auf die Unterseite einer jungen, eben entfalteten Fieder, an der sich Regentropfen angesammelt haben. Hier haftet die Spore auch dann noch, wenn der Regen sich verzieht und die Sonne wieder hervorbricht, welche den Wassertropfen zum Verdunsten bringt. Gleichzeitig aber wird durch die Bestrahlung bewirkt, daß die Stomata klaffen, die sich während des Regens vorübergehend geschlossen hatten. Dabei wird die letzte Spur des Regenwassers und mit ihr die Spore kapillar eingesogen. Dieses Einsaugen der Pilzsporen muß aber gerade bei den jungen Fiedern besonders oft vorkommen, weil da die Stomata viel dichter stehen, so daß dem Pilze Eingangspforten in großer Zahl geboten sind. — Außer der beschriebenen direkten Beobachtung sprechen auch noch andere Gründe zugunsten unserer Auffassung, daß die Infektion des Adlerfarns ausschließlich durch die Spaltöffnung stattfindet. Denn ein gewaltsamer Einbruch durch die äußere Epidermis konnte in keinem Falle beobachtet werden. Vielmehr konnte überall da, wo noch relativ junge Pilzfäden gesehen wurden, ein Hereinwachsen von den Spaltöffnungen festgestellt werden, und dort treffen wir denn auch an älteren Stadien stets die am meisten entwickelten Teile des Pilzgeflechtes. — Weitere Aufschlüsse über das Vordringen des Pilzes in die Wirtspflanze geben uns Flächenschnitte, welche wir durch die Fiederchen legen. Zu derartigen Untersuchungen eignen sich nun, wie später begründet werden soll, am besten junge Farnblättchen, die sich eben erst entfaltet haben. Hier beobachten wir, daß die Fäden anfangs stets in den Interzellularen verlaufen. Diese finden wir allenthalben vom Pilzgewebe durchzogen, so daß schließlich die Einzelzellen völlig eingekreist erscheinen. Daß diese Ausbreitung des Parasiten mit einer Schädigung des Wirtes verbunden ist, steht

zu erwarten: tatsächlich sehen wir auch dessen Widerstandsfähigkeit allmählich abnehmen. Ein äußeres Kennzeichen der sinkenden Resistenz dürfte darin bestehen, daß die Pilzfäden nun auch ins Innere der Zelle eindringen; diesen Einbruch vollzieht der Pilz mit Hilfe gedrungener Fortsätze, die seitlich dem Hauptfaden entspringen. Nach Art eines Keils drängen sich diese zunächst in die Wand ein, die schließlich dem Drucke nachgibt und einreißt. Zwar setzt auch der Plasmaschlauch dem Eindringling anfangs einen mechanischen Widerstand entgegen, aber das Haustorium stülpt sich nach Art eines Handschuhfingers in ihn ein, bis der Widerstand gebrochen ist. Es stellen sich demnach dem Haustorium oft verschiedene Hindernisse in den Weg, an denen es sich staut. Auch später noch zeigt es mehrere knotige Verdickungen hintereinander, die somit den Kampf zwischen dem Parasiten und dem Wirte veranschaulichen. Wenn nun einmal die beiden Schutzwälle, Membran und Plasma, durchbrochen sind, so fallen die übrigen Zellbestandteile dem Eindringling widerstandslos zum Opfer. Wie auch sonst üblich, wächst das Haustorium geradlinig auf den Kern los, dessen Hülle es zunächst einbeult und schließlich durchbohrt, worauf der Kern zugrunde geht. Mit Vorliebe senkt der Pilz seine Haustorien in die Chloroplasten, wodurch der assimilierende Apparat vollständig zerstört wird. Wie Beobachtungen an lebendem Material zeigen, sehen die geschädigten Chloroplasten unregelmäßig eckig aus und sind von gelbbrauner Tönung; dann erscheinen sie schwammig aufgequollen ohne bestimmte Umrisse. Schließlich finden wir nur noch ihre Zerfallsprodukte in Gestalt von ölartigen stark lichtbrechenden farblosen Körnern. Besonders intensiv sind die Schädigungen in unmittelbarer Nähe der Fruchtkörper. So erklärt sich auch die gelblichbraune Verfärbung, die sich gerade an den Stellen der Blattoberseite bemerkbar macht, die dem Fruchtkörpergewebe gegenüberliegt (cf. S. 65). — Kurz, es verrichtet der Parasit besonders in der jugendlichen Farnzelle sein Zerstörungswerk so gründlich, daß der Zellinhalt schließlich nur noch einen formlosen Klumpen darstellt. — Daß auf dem üppigen Nährboden, den die lebende Zelle für den Pilz darstellt, dessen Entwicklung

reichlicher ausfällt, wie in den Interzellularen, bedarf keiner näheren Begründung. Die wenigen Hyphen, die sich in das Innere der Zelle eingezwängt haben, wachsen und verzweigen sich so stark, daß sie bald das ganze Zellinnere ausfüllen. Als Zeichen der reichlichen Mahlzeit sehen wir sie allenthalben Ölkugeln speichern. Bei dieser kräftigen Vermehrung wird es aber dem Eindringling zwischen den vier Wänden bald wiederum zu eng, und er muß sich nochmals gewaltsam neue Wohnsitze erobern. Jetzt bietet die Membran der erschöpften Zelle dem Parasiten keinen ernstlichen Widerstand mehr, und er bricht geraden Wegs in die Nachbarzelle ein.

Es beziehen sich nun, wie erwähnt, alle diese Befunde hauptsächlich auf den jugendlichen Zustand der Wirtszellen. Verfolgen wir die Spuren des Pilzes auch an älterem Material, so finden wir teils Ähnliches, teils Verschiedenes.

Wiederum treffen wir in der Nähe der Schließzellen zerstörte Elemente, deren Inneres von Pilzhyphen erfüllt ist. Auch darüber hinaus hat sich der Pilz in weitem Umkreise ausgebreitet; doch ändert sich das Bild, sobald wir an die Grenze seines Wirkungsfeldes angelangt sind. Hier vermissen wir ein Eindringen des Pilzes ins Innere der Blattzellen und auch nach Haustorien würden wir vergeblich suchen. Vielmehr erobert er sich neue Areale wieder nach der ursprünglichen Methode, indem er die Wirtszellen einkreist und zum Absterben bringt. In den älteren Teilen des Pilzgeflechtes erkennen wir nunmehr bemerkenswerte Veränderungen: Es verdicken und bräunen sich die Membranen; damit aber wäre eine wichtige Neubildung eingeleitet, die Anlage von Fruchtkörpern. Welchen Einflüssen diese Phase ihre Entstehung verdankt, hätte das Experiment zu entscheiden, wenn es gelänge, den Pilz zu züchten, was leider nicht möglich war. Die Beobachtung, auf die wir angewiesen sind, ergibt nur, daß die Fruchtkörper ausschließlich in Atemhöhlen angetroffen sind; dort hatten sie bereits die Keimung verfolgt und an Hand der Abb. 8 erläutert; wir müssen daher auf diese zurückgreifen, um die Vorgänge zu verstehen, die zur Fruchtkörperbildung führen. Der Sporenkörper bildet in der Atemhöhle einen verzweigten Keimschlaucb, der bald die ganze Höhlung in mannigfachen Windungen

durchzieht, wie an der nächstfolgenden Abb. (11) zu erkennen ist. Der eigentliche Sporenkörper ist zwar hier weniger deutlich zu sehen wie in jener Abbildung, aber ein Zweifel über den Weg, den der Pilz eingeschlagen hat, kann trotzdem nicht

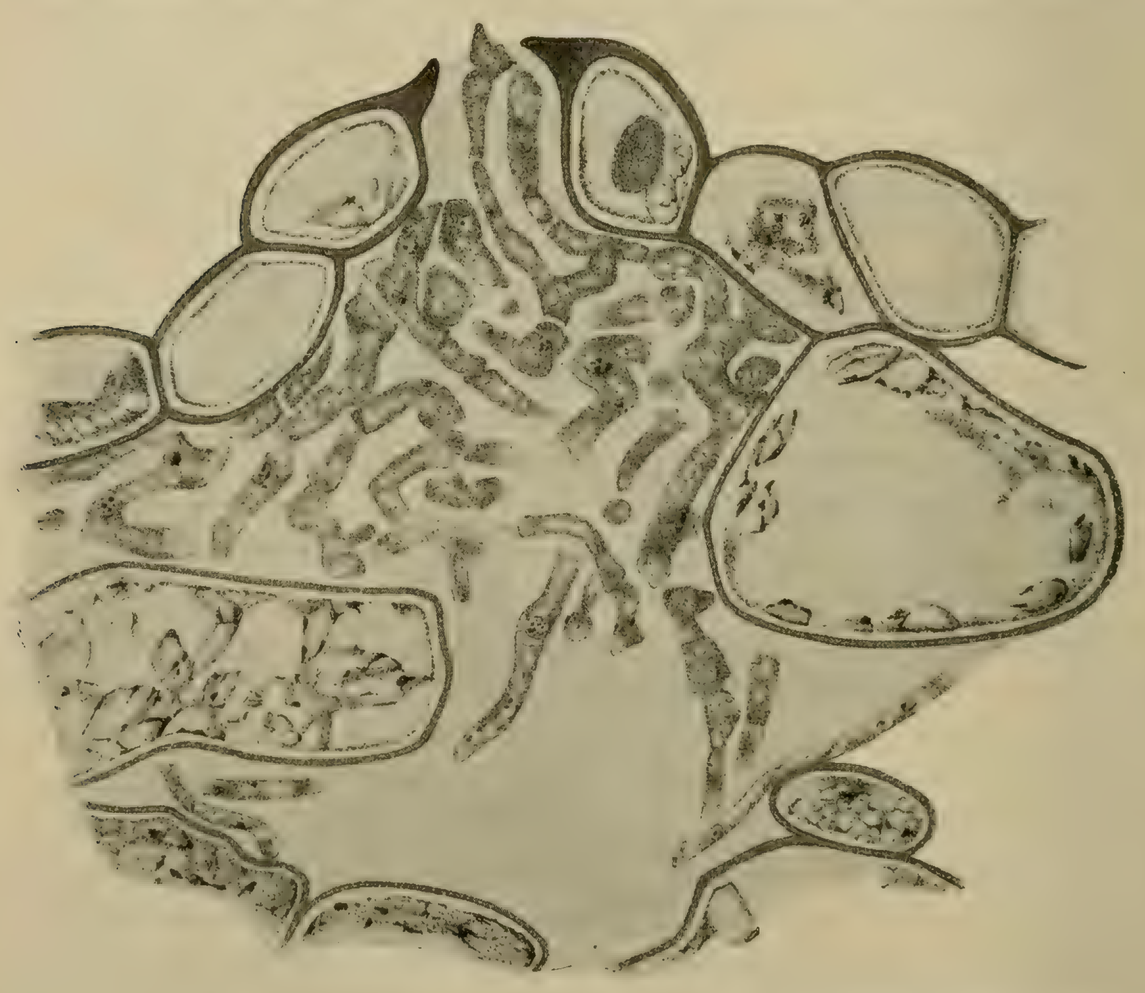


Abb. 11. Querschnitt durch die Atemhöhle einer Pterisfieder mit einem jungen Pilzlager. (Vergr. ca. 830fach.)

aufkommen. Ähnlich wie das schon dort hervorgehoben wurde, zeigen auch hier die Pilzfäden das Bestreben, den Wänden der Atemhöhlen entlang zu wachsen, wo sie gewissermaßen nach einer Pforte tasten, die ihnen den Eingang in die inneren Blattgewebe ermöglicht. Rechts scheint der Weg versperrt, ein Ausweg ist bloß nach unten und links möglich. Dort haben sie auch schon den Interzellularengang gefunden, den sie mit ihren Fäden ausfüllen. — Die Hyphen selber zeigen in ihrem Aufbau wenig Bemerkenswertes. Die Membran ist außerordent-

lich dünn und kaum angedeutet, das Plasma dicht körnig und von zahlreichen Vakuolen durchsetzt. Die Zellkerne zeichnen sich durch sehr ungleiche Affinität zum Farbstoff aus und färben sich bald sehr intensiv, bald undeutlicher. Sie zeigen vereinzelt Chromatinelemente, die als Chromosomen aufzufassen noch zweifelhaft erscheint. Der Aufbau des Gewebes ist locker und es lassen sich die Einzelfäden unschwer verfolgen. Auch ältere Entwicklungsstufen bieten diesen gegenüber im Prinzip nichts Neues. Die Hyphen durchsetzen in dichteren Massen die Atemhöhle, und vereinigen sich, enger



Abb. 12. Querschnitt durch die Atemhöhle einer Pterisfieder mit einem jungen conidienbildenden Pilzlager. (Vergr. ca. 550 fach.)

zusammengedrängt, zu einer kompakten Masse (dem Stroma), ohne jedoch irgendwie ihre Selbständigkeit einzubüßen. Wie die Dinge sich in den Einzelheiten verhalten, das sei an Hand der nächsten Abb. (12) erläutert. Diese stellt ein derartiges Pilzlager dar, welches bereits zur Conidienbildung übergegangen ist; und zwar findet diese an den ältesten Teilen in der Mitte statt. Hier hätten wir auch die Ausgangsstelle des Lagers zu suchen. Doch sind die ursprünglichen Verhältnisse längst durch sekundäre ersetzt und lassen sich nur noch durch den Vergleich mit den relativ einfachen Zuständen an den peripheren Rändern rekonstruieren. Genau wie dort hätten sich die Pilzfäden einst von der mittleren Spaltöffnung aus nach beiden Seiten unter der Epidermis verbreitet. Auf ihrem Wege gelangten sie schließlich in den Bereich einer neuen Spaltöffnung, um auch von hier aus noch weiter vorzustoßen. Haben sie sich schließlich auch unter dieser genügend entwickelt, so gehen sie ebenso zur Fruchtkörperbildung über, wie an ihrer Ausgangsstelle. Es würde sich demnach um ein sekundäres, als Ausläufer eines älteren, entstandenen Sporenzentrum handeln. Es ist also stets festzuhalten, daß nicht eine jede Hyphenansammlung im Innern einer Atemhöhle auf eine primäre Infektionsstelle hindeutet.

Kehren wir zu unserer Abbildung zurück, so tritt hier die Art des Vordringens der Pilzfäden besonders deutlich hervor. Wir sehen im rechten Teil der Abbildung, wie die Hyphenspitze zunächst als Bohrer wirkt, indem sie sich in die Interzellulare hineintreibt. Haben die Blattzellen nun etwas nachgegeben, so schafft sich der Pilz weiterhin dadurch Luft, daß er nach Art eines Hebels die Wirtszellen auseinanderzwängt. Auch dies ist deutlich in der Abbildung zu erkennen. Wir sehen nämlich, wie dicht hinter der bohrenden Spitze die Mycelzweige ihre tangentiale Wachstumsrichtung aufgeben und sich senkrecht aufrichten. So schaffen sich die Hyphen eine größere Angriffsfläche, an der sie nun mit vereinten Kräften zu Werke gehen. Dadurch wird schließlich der Zusammenhang der Gewebe soweit gelockert, daß sich die Epidermis in großen Streifen loslöst. Trotzdem sie noch lange im Zusammenhang bleibt, ist sie dem Untergang geweiht, wie die geschrumpften Inhaltsmassen andeuten. Sobald nun durch die Abhebung der Epidermis ge-

nügend Raum geschaffen ist, sehen wir die Hyphen, die vordem als Hebel wirkten, eine andere Funktion annehmen: Es ist das die Conidienbildung. Diese wird eingeleitet durch gewisse Gestaltungsvorgänge, die wir in der Abbildung Schritt für Schritt verfolgen können. Zunächst häuft sich das Plasma im unteren Teil der keulig verdickten Seitenzweige an, während deren Spitze durch das Auftreten zahlreicher Vakuolen heller erscheint. Nachdem diese eine gewisse Länge erreicht haben, bilden sie oben unregelmäßig geformte Fortsätze. Diese füllen sich mit Plasma und nehmen einen Kern auf, worauf auch Zellteilung auftritt. Auf dem Fortsatz entwickelt sich nun wiederum in der eben beschriebenen Weise eine köpfchenförmige Ausstülpung, die rasch in die Länge wächst und sich oben allmählich keulenförmig verdickt, während das untere Ende sich zusehends verjüngt. Diese Verschmälerung geht schließlich so weit, daß der obere Teil wie abgeschnürt aussieht und nur mit einem dünnen Stielchen der Basis aufsitzt. Durch beschleunigtes Wachstum streckt sich die Keule noch erheblich in die Länge und entsprechend hellt sich auch der Zellinhalt unter Vakuolenbildung auf. Diese Erweiterung erstreckt sich auch auf den Zellkern, der jetzt deutlich durch seine Größe hervortritt und Chromosomenartige Pünktchen einschließt. In diesem Zustand, wenn die Reife erreicht ist, löst sich die neuentstandene Conidie los. Nun ist, auch das zeigt die Abbildung, durch eine einmalige Sporenproduktion die Tätigkeit der Hyphenspitze keineswegs erschöpft. Schon bevor die Abschnürung der ersten Spore beendet ist, schickt sich der Tragfaden zur Ausbildung einer zweiten an, die genau ebenso erfolgt. Eine gewisse Modifikation kann dadurch eintreten, daß sich die Conidie nicht endständig, sondern aus einer seitlichen Verzweigung bildet. Das erläutert die Abbildung besser wie viele Worte. — Die beschriebene Neubildung von Conidien geht nun die ganze Vegetationsperiode hindurch vor sich. Immer sind es die radialen Hyphenenden, welche dieser Aufgabe obliegen. Zwischen ihnen und den basalen Teilen tritt allmählich eine gewisse Arbeitsteilung dadurch ein, daß letztere mehr und mehr zu einem plectenchymatischen Gewebe verschmelzen, welches die Basis des Conidienlagers abschließt.

Dabei verdicken und bräunen sich die Membranen, während der Kern klein bleibt und das Plasma zurückgeht. Dieses Pilzgeflecht erweitert sich fernerhin durch interkalare Teilungen; radiale und tangentiale Zellwände lassen neue Elemente entstehen, die sich zwischen die alten hineinschieben und an der Fruchtschicht angelangt, ihrerseits zur Conidienbildung übergehen (Abb. 13). Durch diese stetige Erweiterung ist jedoch der verfügbare Raum in der Atemhöhle bald ausgefüllt, und soll das Wachstum nicht stocken, so muß eine Vertiefung des Conidienlagers und eine Verlegung nach Innen stattfinden. Das tritt denn auch tatsächlich ein. Wiederum sind es die peripheren Plectenchymzellen, welche für die Vergrößerung des Areals sorgen. Je nach dem Widerstand, auf den sie stoßen, dringen sie bald rascher, bald langsamer vor, und eine Folge davon ist, daß das Conidienlager bald unregelmäßige Umrisse annimmt. So wandelt sich denn das ursprünglich flache Lager in eine große, dem Blattinnern eingesenkte Höhlung um. Derartige kugelige Fruchtkörper treffen wir nun überall da, wo die Pilzhyphen bei ihrem Vordringen auf geringen Widerstand stoßen. Das ist, wie bereits wiederholt bemerkt, im jugendlichen Blattgewebe der Fall. Ältere Fiedern dagegen weisen stets flache Lager auf. Unter günstigen Bedingungen geht nun die Ausbreitung und Tieferlegung des Conidienlagers noch lange Zeit vor sich. So können schließlich zwei ursprünglich getrennte Lager aneinanderstoßen und mit den Gehäusewandungen verschmelzen. Löst sich nun an dieser Stelle die überlie-

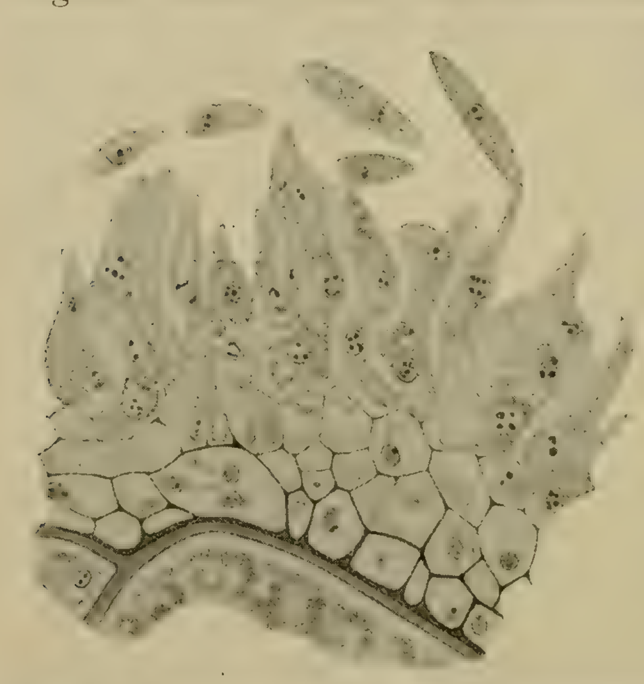


Abb. 13. Querschnitt durch den Boden eines Sommersporenlagers auf dem Höhepunkt der Conidienbildung. (Vergr. ca. 830fach.)

gende Epidermis, so ist der getrennte Ursprung beider kaum noch wiederzuerkennen. — Zur Erläuterung des Gesagten diene die Abbildung 14, welche einen Querschnitt durch eine jugendliche Farnfieder darstellt, die kaum entfaltet, vom Pilze befallen wurde. Conidienlager finden wir hier, was im Allgemeinen eine Ausnahme sein dürfte, zu beiden Seiten des Blättchens. Es ist anzunehmen, daß die Infektion von der Spaltöffnung der einen Blattseite aus stattfand und daß vor dieser durch das Blatt hindurch der Pilz nach der anderen Seite durchdrang und dort sekundär ein Lager erzeugte. Doch lassen sich die Verhältnisse schwer rekonstruieren, da der Entwicklungszustand bereits weit vorgeschritten ist. Dementspricht denn auch, daß in der Sporenbildung eine gewisse Erschöpfung eingetreten ist. Zwar haben sich die Conidienträger noch erheblich verlängert und verzweigt, aber zu einer Kern- und Zellteilung und einer Neubildung von Sporen kommt es jetzt nicht mehr. Letztere sind bereits größtenteils abgestoßen und erfüllen das Innere des Hohlraums, welcher



Abb. 14. Querschnitt durch eine junge, mit Conidienlagern besetzte Fieder des Adlerfarns. (Vergr. ca. 330fach.)

durch die losgelöste Wirtsepidermis und das Plectenchym des Pilzes begrenzt wird. Verglichen mit früheren Stadien erscheint hier die Gehäusewandung erheblich verdickt. Von besonderem Interesse ist es nun, die Spuren des Pilzes auch außerhalb des Fruchtkörpers zu verfolgen. Die Hyphen haben sich vom Plectenchym aus weiter verbreitet, und wir treffen sie allerorts, besonders in den Interzellularen. Von da aus sind sie vielfach in das Innere der Zellen eingebrochen, in deren schaumigem Plasma sie sich verlieren, ohne daß eine scharfe Grenze zwischen Wirt und Parasit zu ziehen wäre. Hier überall — in den unteren $^2/_3$ des dargestellten Querschnitts — blieb der Pilz Sieger. Er hat durch seine Gegenwart dem ganzen Gewebe einen abweichenden Charakter verliehen. Dies äußert sich einmal darin, daß der Blattquerschnitt, verglichen mit dem normalen oberen Drittel, sich auf das 3 fache verdickt hat. Wie das Bild unzweideutig zeigt, ist diese Verdickung aufzufassen als Folge der Ausdehnung, die jede einzelne der Blattzellen erfahren hat. Nur einige wenige unter ihnen sind von der Veränderung unberührt; es sind das diejenigen, welche unmittelbar an das Plectenchym angrenzen. Sie alle weisen Wandverdickungen auf, welche zu den extrem dünnen Membranen der infizierten Zellen auffallend kontrastieren. Offenbar sind das die Schutzwälle, hinter denen sie sich der schädlichen Einflüsse des Parasiten erwehren konnten. Derartige Membranverdickungen weisen nun auch die Epidermiszellen auf, die aber hier ihren Zweck verfehlt haben dürften, wie die beginnende Nekrose beweist. Was der Pilz hier nicht durch Invasion erreichen konnten, brachte er durch Isolierung zustande.

Die Conidienbildung erreicht ihren Höhepunkt in den Sommermonaten, dauert aber noch die ganze Vegetationsperiode hindurch an, um auch im Winter nicht zu erlöschen. Der Vorgang der Sporenabschnürung ist immer der Gleiche und bietet nichts Neues; im Winter findet er allerdings in etwas kompakteren Gehäusen, den Winterfruchtkörpern, statt. Es läßt sich nun ein stufenweiser Übergang von den dünnwandigen Fruchtkörpern, wie sie im Sommer angelegt werden, zu den Conidienbehältern des Winters verfolgen. In ihrer extremen Ausbildung stellen letztere Gewebekörper aus kompaktem

braunen Plectenchym dar, welcher das lockere fruktifiziernde Gewebe von oben (als Epithecium) und von unten (als Hypothecium) umgibt. Bei der typischen Fruchtform des Sommers ist dagegen die schützende Wandschicht viel schmäler und aus dünnwandigeren Zellen aufgebaut; der Hauptsache nach beschränkt sie sich auf das Hypothecium (Abb. 13), das Epithecium ist nur bei besonders kräftiger Ausbildung angedeutet. Würde diese Conidienbildung die einzige Funktion der Winterfruchtkörper darstellen, so könnten diese kaum weiteres Interesse beanspruchen. Wir beobachten nun in der Regel, daß im Verlaufe des Winters die Conidienproduktion an Bedeutung verliert; nur als Folge extrem ungünstiger Bedingungen, wie sie beispielsweise in dem rauhen Winter 1916/17 vorlagen, dürften sie auch dann noch überwiegen; unter normalen Verhältnissen bilden diese Fruchtkörper eine andere Art von Fortpflanzungsorganen, die als spezielle Überwinterungszellen aufzufassen sind. Es ist das die Ascusfruktifikation. Verfolgen wir diese rückwärts, so finden wir ihre ersten Anfänge bereits in den Sommermonaten. Es ist aber hervorzuheben, daß diese Anfänge sich deutlich von gleichaltrigen Conidienlagern unterscheiden, während doch deren ältere Stadien im Winter jenen Conidien führenden Winterfruchtkörpern sehr nahe kommen. Der Unterschied äußert sich sowohl im makroskopischen wie im mikroskopischen Aussehen. Bereits im morphologisch biologischen Teil hatten wir Gelegenheit, die ersten Anfänge jener Ascusbildenden Winterfrüchte zu beschreiben. Wir erinnern uns, daß unmittelbar nachdem die Verfärbung der Interkostalfelder ihren Höhepunkt erreicht hatte, zunächst braune Flecken auf der Unterseite der Fiederchen auftraten. Diese vergrößerten sich etwas und wurden nach einigen Tagen abgelöst durch ebensolche schwarze Pünktchen. Die braunen Punkte stellen nun die früher beschriebenen Conidienlager dar, während die minimalen schwarzen Pünktchen mit den ersten Anfängen der Ascusbildenden Generation identisch sind; wir sahen weiterhin diese schwarzen Pünktchen zunehmend deutlicher werden, um schließlich zu jenen schwarzen Runzeln zusammenzufließen, welche die ganze Blattunterseite bedecken und neben der Blattrollung das typischste Merkmal der Erkrankung darstellen. Ließ also

schon die makroskopische Betrachtung einen Zweifel über die verschiedene Natur der beiden Fruchtkörper nicht aufkommen, so bestätigte der mikroskopische Befund diese Auffassung. Denn wir sahen, daß bei der Bildung der Conidienlager die plectenchymatische Verschmelzung der Pilzzellen zunächst eine untergeordnete Rolle spielt. Auch dann, wenn im Sommer

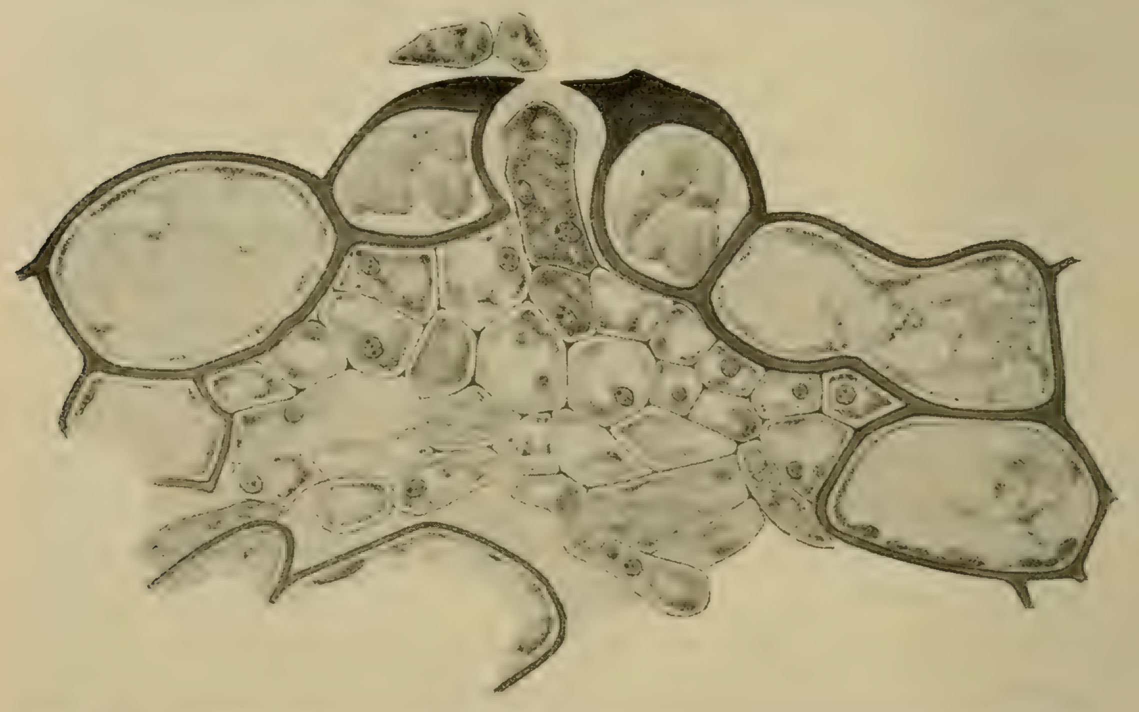


Abb. 15. Querschnitt durch die Atemhöhle einer Pterisfieder mit einer jungen plectenchymatischen Anlage eines Winterfruchtkörpers. (Vergr. ca. 830fach.)

echte Plectenchyme gebildet werden, lassen sich die einzelnen Hyphenfäden immer noch mit Leichtigkeit verfolgen (S. 74). Anders aber verhalten sich die Winterfruchtkörper. Schon deren jüngste Stadien bauen sich aus einem gewebeartigen, kompakten Plectenchym auf. Besser als viele Worte erläutert das die Abb. 15, die einen derartigen jungen Winterfruchtkörper im Längsschnitt darstellt. Vergleichen wir damit die Anlage eines Conidienfruchtkörpers vom gleichen Alter, wie ihn etwa Abb. 11 illustriert, so ergibt sich insofern eine Übereinstimmung, als beide von dem Stoma her sich radial in die Atemhöhle hinein ausbreiten. Der plectenchymatische kompakte Winterfruchtkörper aber besteht aus einem Komplex von ziemlich gleichartigen Einzelzellen, deren dünne Membranen fest inein-

ander gefügt sind. Die Zellen enthalten einen Einzelkern und lockeres, meist wandständiges Plasma. Einzig und allein die zwischen den beiden Stomata liegenden Plectenchymzellen zeichnen sich durch ihren abweichenden Charakter aus. Die Identität der Entstehung beider Gewebe vorausgesetzt[1], hätten wir diese besondere Plectenchymzelle als Nachkömmling des ursprünglichen Sporenkörpers oder Sporenschlauches aufzufassen. Ihr plasmatischer Inhalt ist viel dichter und speichert intensiver den Farbstoff. Noch viel deutlicher wie in derartigen jungen Stadien tritt der Unterschied dann hervor, wenn wir ihre spätere Entwicklung verfolgen. Besonders sind es die Wachstumsvorgänge, die erkennen lassen, daß diesen Zellen eine besondere Rolle zukommt. Während nämlich die Plectenchymelemente sich nur durch Teilung vermehren und dabei ihren Zusammenhang wahren, weisen diese eine gewisse Selbständigkeit des Wachstums auf. Wir sehen sie frei nach Art eines Pilzfadens sich ausgestalten; und zwar strecken sie sich stets senkrecht nach unten in das neugebildete Pilzplectenchym hinein. Häufiger schlängeln sie sich noch eine kurze Strecke etwas seitlich in dies Gewebe hinein, wobei sie meistens den Ort des geringsten Widerstandes, die Grenze zwischen Epidermisrand und Plectenchym aussuchen. Nach kurzer Zeit machen sie aber Halt und biegen senkerartig in die weiche Fruchtkörpermasse ein. Derartige »Senker« bilden sich nun zu wiederholten Malen; Das hängt ganz von den lokalen Entwicklungsbedingungen ab, unter denen sich die neue Hyphe bildet. Schließlich hat sich ein Netzwerk von Pilzfäden gebildet, das sich durch sein Äußeres deutlich abhebt. Von den plectenchymatischen Elementen unterscheidet es sich ohne Weiteres durch die Größe der Zellen, den dichten Inhalt und die verhältnismäßig großen Kerne. Letztere

[1]) Sollte auch nach den Ausführungen (auf S. 79) noch ein Zweifel über die Zugehörigkeit beider Modifikationen von Fruchtkörpern zu Cryptomyces möglich sein, so wird dieser durch den Nachweis solcher Fälle behoben, wo die eine Hälfte des Fruchtkörpers Conidien bildete, während der andere Teil sich zum Ascusfruchtkörper ausgestaltete. Auch die homologe Ausgestaltung der Ascus- und Conidienfruktifikation weist auf deren genetischen Zusammenhang. Wie vorgreifend bemerkt sei, entwickelt jene ebenfalls eine umgebende Hülle und eine fertile Mittelschicht, welche in ihrem Charakter mit der Conidienlage übereinstimmt.

stechen von dem umgebenden Plasma scharf als helle Bläschen ab, deren Inhalt sich zu 4 mehr oder weniger gut sichtbaren Chromatinkörnchen verdichtet. Sie alle als Chromosomen aufzufassen, ist vorläufig noch unsicher, da eines unter ihnen den Nucleolus vorstellen dürfte; auch scheint ihre Zahl noch Schwankungen unterworfen zu sein, indem in einzelnen Präparaten mit Sicherheit deren 5 gezählt werden konnten. Ein Blick auf die Abb. 16, welche das Gesagte erläutern soll, genügt, um die Ansicht berechtigt erscheinen zu lassen, daß diese Hyphen besondere Organe sind. Nennen wir sie fertile Hyphen, ohne vorläufig diese Bezeichnung näher zu begründen. Wie wir sehen, besteht der Faden zunächst aus sechs Einzelzellen von ungefähr isodiametrischer Gestalt. Dieser gleichartige Charakter wird nun in weiterem Verlauf der Entwicklung nicht mehr



Abb. 16. Ausschnitt aus einem jungen Winterfruchtkörper von Cryptomyces mit einer jungen Hyphe. (Vergr. ca. 830 fach.)

gewahrt. Besonders die älteren, also nach der Epidermis zu gelegenen Elemente strecken sich erheblich in die Länge, oft auf Kosten ihres Querdurchmessers. Dieses Streckungswachstum geht einher mit einer Teilung der Kerne, so daß die äußeren Elemente — vorübergehend — mehrkernig erscheinen. Im Gegensatz dazu strecken sich die Endzellen des fertilen Fadens kaum, sondern verbreiten sich auffällig. So bildet sich successive ein Gegensatz zwischen der unteren und der oberen Hälfte dieses Organs heraus. Die Differenzierung des ursprünglich einheitlichen Pilzfadens in 2 gesonderte Abschnitte steht nun in offenbarem Zusammenhang mit der anatomischen Ausgestaltung des umgebenden Plectenchyms, auf die wir kurz zu sprechen kommen. Hier macht sich im Verlauf der Entwicklung ein gewisser histologischer Unterschied darin bemerkbar, daß sich die äußeren Fruchtkörperschichten verhärten. Das betrifft sowohl die an die Epidermis grenzenden Zellagen wie auch die nach dem Blattinnern zu gelegenen Teile. Es kommt die Verhärtung dadurch zustande, daß sich die Zellmembranen unter Braunfärbung verdicken; in gleichem Maßstabe nimmt dann der plasmatische Inhalt ab. Das Innere des Fruchtkörpers dagegen besteht nach wie vor aus lockerem Gewebe, dessen Zellen schaumiges Plasma und einen kleinen, unregelmäßig konturierten Kern einschließen. Diese Schicht nun verbreitert sich fortdauernd durch Neubildung von Zellen. Die Teilungen, die ausschließlich in tangentialer Richtung angelegt werden, sind so häufig, daß die neuangelegten Wände sich kaum verdicken und infolge ihres geringen Durchmessers nur schwer sichtbar sind Diese Mittelschicht spielt demnach die Hauptrolle bei der Verbreiterung des Fruchtkörpers. Der Neuzuwachs andrerseits erfolgt nach wie vor von der äußeren Zellage, der unteren Deckschicht; diese bleiben ja, wie die Abbildungen zeigen, hyphenartig frei und von der Verdickung ausgeschlossen. — Daß es nun tatsächlich diese Härteunterschiede sind, die dem fertilen Faden sein Gepräge verleihen, ergibt die unmittelbare Beobachtung. Denn die Veränderungen in seiner Gestalt fallen zeitlich genau zusammen mit der besprochenen Gewebedifferenzierung des Fruchtkörpers. Während er ursprünglich im gleichmäßigen plectenchymatischen Gewebe sich ungehindert

ausdehnen konnte, bieten ihm jetzt die harten Gewebe unüberwindliche Hemmnisse. Einmal ist es die untere Hartschicht, die wir mit Hypothecium bezeichnen wollen, an der sich die Endzellen des Fadens stauen. Vor allem aber wirkt die obere Deckschicht, das Epithecium, modifizierend auf den eingeschlossenen Teil des fertilen Fadens ein. Durch ihre Härte drückt sie die weichen Zellen seitlich zusammen, die sich in folgedessen in die Länge strecken, oft unter unregelmäßiger Verzerrung des Umrisses. Gerade dieser Umstand erklärt es, daß es jetzt nur noch selten gelingt, den fertilen Faden seiner ganzen Länge nach zu verfolgen. Nur eine Kombination von Serienschnitten erlaubt es, zu erkennen, daß es sich nach wie vor um ein verzweigtes Netzwerk von Pilzfäden handelt, das sich durch das Epithecium hindurch bis zu den Stomata hinzieht. Geeignete Präparate zeigen nun weiterhin, daß hier der fertile Faden sogar weit über die Schließzellen hinausgewachsen ist und meistens als Hyphenbüschel frei über die Blattfläche ragt. Seine Zugehörigkeit zum fertilen Faden dokumentiert dieses Luftmycel ohne Weiteres durch die relative Größe des Kernes und die Dichtigkeit des Plasmas. —

Es seien an dieser Stelle einige Bemerkungen allgemeiner Natur eingeschaltet. Es kommen nämlich derartige, frei aus dem Fruchtkörper herausragende Fäden, die in ihrem Charakter von vegetativen Hyphen erheblich abweichen, auch bei manchen anderen Pilzen vor. Auf Grund der bloßen äußeren Ähnlichkeit mit den Trichogynen der Flechten einerseits und ihres unzweifelhaften Zusammenhangs mit fertilen Elementen andrerseits wurde ihnen die Rolle eines Konzeptionsorgans zugeschrieben. Die Vaterschaft bei dem betreffenden Befruchtungsvorgang aber wurde, in Ermangelung genauer Ermittlungen, irgendwelchen Sporidien zugedichtet. Neueren Untersuchungen blieb es vorbehalten, mit diesem Vorurteil aufzuräumen und nachzuweisen, daß diese »Trichogyne« mit dem Geschlechtsakt nichts zu tun hat. Als Beispiel greifen wir die Arbeit von Nienburg über Polystigma rubrum heraus. Das Ascogon dieses Pilzes weist gut charakterisierte Kopulationserscheinungen auf; diese finden zwischen 2 Zellen des benachbarten Fadens

statt, die von der »Trichogyne« weit getrennt liegen. Schon aus dem Grunde ist es unwahrscheinlich, daß die Trichogyne noch als rudimentäres Organ auf eine Sexualität nach Art der Flechten hindeuten würde. Ähnliche Verhältnisse mutatis mutandis liegen ebenfalls für Cryptomyces vor. Auch hier stehen die Lufthyphen in keinerlei Beziehungen zu geschlechtlichen Vorgängen. Einmal sind sie schon dann fertig ausgebildet, wenn von einer Reife der fertilen Fäden noch nicht die Rede ist. Sobald aber letztere im Inneren des Plectenchyms geborgen sind, haben sie ihre Rolle definitiv ausgespielt und degenerieren ebenso, wie die ihnen benachbarten fertilen Elemente. Was letztere betrifft, so werden sie entweder zusammengedrückt oder wandeln sich sekundär durch Verdickung der Wände derart um, daß sie vom umgebenden Epithecium nicht mehr zu unterscheiden sind. Kurz, es verschwindet der ganze periphere Endteil des fertilen Fadens, während nur die im Bereiche der Mittelschicht liegenden Zellen erhalten bleiben und sich weiter spezialisieren. Sie stehen im Brennpunkt unseres Interesses; denn an ihnen lassen sich, wie im voraus bemerkt sei, unzweifelhaft Befruchtungsvorgänge nachweisen. Diese treten aber viel später auf, und es sei in diesem Zusammenhang nochmals hervorgehoben, daß dann »Trichogynen« schon längst nicht mehr vorhanden sind. Da letztere ihre Hauptrolle während des intensiven Längenwachstums des Fadens spielen, so dürften sie eher als Ernährungsorgane von Bedeutung sein. Damit wäre ihr sexueller Charakter endgültig widerlegt.

Wir besprechen nun die weitere Entwicklung des fertilen Fadens, oder vielmehr seines Endabschnitts. Es sei ausdrücklich bemerkt, daß wir immer nur einen einzelnen typischen Fall herausgreifen und daß die übrigen »Senker« des fertilen Zellnetzes sich genau ebenso verhalten. Die Veränderungen, die wir im weiteren Verlauf beobachten, beziehen sich einmal auf dessen Form, dann auch auf dessen Inhalt.

Schon bei wiederholten Gelegenheiten wurde darauf hingewiesen, daß die beiden harten Schichten, das Epithecium und das Hypothecium, dem fertilen Faden sein wesentliches Gepräge geben. Besonders betrifft das die Endzelle des fertilen Fadens, die sich am Hypothecium staut und dort umbiegt.

Damit steht im Zusammenhang, daß sie sich erheblich verbreitert und unter Bildung von Vacuolen aufhellt. Ist dann eine gewisse Größe erreicht, so folgt die Bildung von Querwänden. Diese orientieren sich, wie üblich, senkrecht zu den Längswänden und sind infolge der Umbildung in spitzem Winkel zueinander geneigt. Charakteristisch ist fernerhin deren uhrglasförmige Gestalt. Alles das erläutert die Abb. 17. Zwar ist hier die Differenzierung des Hypo- und Epitheciums noch gering, aber trotzdem ist der fertile Faden auf einer höher entwickelten Stufe angelangt. Darauf deutet schon der ungleichmäßige Charakter seiner Zellen. Er besteht nämlich aus einem oberen Teil mit gestreckten Zellen, der im Epithecium liegt und einem unteren mit helleren breiteren Elementen, welche die Mittelschicht durchziehen. Außerdem zeigt die Abbildung, daß gerade der untere Teil sich in zwei Äste gegabelt hat und daß dem rechten dreizelligen Aste ein linker zweizelliger entspricht. Dieser letztere allerdings ist nicht seiner ganzen Länge nach getroffen, da er in einer anderen Ebene ab-



Abb. 17. Ausschnitt aus einem jungen Winterfruchtkörper von Cryptomyces mit einer jungen, fertilen Hyphe, die sich zu differenzieren beginnt. (Vergr. ca. 830fach.)

zweigt wie sein Nachbar. Es stößt überhaupt auf große Schwierigkeiten, den Zusammenhang exakt nachzuweisen. Das ist so zu erklären, daß der fertile Faden durch sein rasches Wachstum mehr und mehr an Regelmäßigkeit abnimmt; es wird eben seine Entwicklung ganz von der Breitenzunahme der Mittelschicht diktiert, die von Fall zu Fall verschieden ist. Trotzdem kommen prinzipielle Unterschiede im Verhalten der einzelnen Fäden und insbesondere der beiden Äste nicht vor; wir können uns daher auf die Besprechung eines einzelnen beschränken, wie ihn die nächste Abb. zur Darstellung bringt (18). Wir sehen, daß der Fruchtkörper sich wiederum erheblich verbreitert hat und vor allem deutlich ausgeprägte Unterschiede zwischen den einzelnen Gewebeschichten zeigt. Das Epithecium zunächst besteht aus Zellen, deren Membranen erheblich verdickt erscheinen, während der Inhalt nur schwach angedeutet ist. Unvermittelt folgt die Mittelschicht mit ihren dünnwandigen, mit schaumigem Plasma versehenen Elementen, die durch zahlreiche tangentiale Scheidewände geteilt erscheinen. Allmählicher ist der Übergang zum Hypothecium, welches dem Epithecium gegenüber in seiner Entwicklung erheblich zurückgeblieben ist. Dieses seinerseits löst sich nach außen in Einzelfäden auf, die als Zuwachsgewebe fungieren. Die Veränderungen der vegetativen Teile sind demnach bloß quantitativer Art. Dasselbe gilt auch noch für den fertilen Faden, den wir dem auf S. 84 Gesagten zu Folge nur noch im Bereiche des Hymeniums verfolgen können. Wir identifizieren die drei Endzellen a, b und c an ihren charakteristischen uhrglasförmigen in spitzem Winkel zueinander orientierten Wänden und ihren besonders großen hellen Kernen mit den deutlichen Nucleolen. Stellen diese drei Zellen eine leicht erkennbare Einheit dar, so heben sie sich um so schärfer ab von ihren, nach dem Epithecium zu folgenden Nachbaren. Diese haben sich erheblich in die Länge gestreckt, als ob ihnen die Rolle zufiele, den Endteil möglichst tief in die Mittelschicht hinein zu befördern. Daß dies tatsächlich der Fall ist, erhellt aus einem Vergleich mit späteren Stadien. Wir finden, daß sich die fertilen Elemente der Verbreiterung der Mittelschicht entsprechend noch stärker gestreckt haben. Es spielen somit die älteren Teile des fertilen Fadens eine Rolle,

vergleichbar mit der Funktion des Embryoträgers höherer Pflanzen. — Das bisher Gesagte erläutert die nächstfolgende Abb., (19) zu deren Beschreibung wir übergehen. Über die harten Deckschichten ist nichts zu bemerken, was von dem Geschilderten abwiche, ebensowenig von der Mittelschicht, die sich in üblicher Weise verbreitert hat. Dagegen beobachten wir erhebliche Veränderungen an dem fertilen Komplex. Das gilt hauptsächlich für dessen unteren Teil. Trotz ihrer abweichenden Gestalt identifizieren wir dessen Endzellen mit den Elementen a, b und c der Abb. 18. Unter ihnen haben sich a und b bedeutend vergrößert, während c ganz zurückgeblieben ist. Am auffallendsten ist das für die Zelle b, die an das Hypothecium grenzt. Dieselbe ist charakterisiert durch ihren Reichtum an Vacuolen — eine Erscheinung, die wir auch sonst bei raschwüchsigen Organen wiederfinden — ferner durch ihren großen deutlichen Kern mit seinem ausgeprägten Nucleolus. Schwieriger ist zu identifizieren die Zelle c, die von b ganz in den Winkel gedrängt wurde; nur durch einen Vergleich mit zahlreichen Zwischenstadien läßt sich nachweisen, daß sie tatsächlich der Endzelle der Abb. 18 entspricht. Auf der anderen Seite zeichnet sich gerade durch ihre Längsstreckung die Zelle a aus. An ihrer Gestalt würden wir sie kaum wiedererkennen, wenn nicht ihr schräg abgestutztes unteres Ende (hier in der Aufsicht dargestellt) sie ohne Weiteres mit der Zelle a der Abb. 18 identifizieren würde. Nach dem Epithecium zu folgt eine ähnliche längliche Zelle; auch diese findet in jener Abbildung ihre Analogie, nur hat sie ihren Charakter gänzlich eingebüßt, da sie vom Epithecium, das sich zusehends nach unten ausbreitete, mehr und mehr eingeengt wurde. — Überblicken wir den bisherigen Werdegang des fertilen Fadens, so konstatieren wir, daß von der früheren Gleichartigkeit der Zellen nicht mehr viel übrig geblieben ist. Nur die beiden, im Bereiche der Mittelschicht liegenden fertilen Zellen übernehmen eine führende Rolle — von der reduzierten Endzelle können wir absehen —. Die obere, — nennen wir sie die subterminale — kontrastiert durch ihre Länge mit der breiten unteren Terminalzelle. Jene ist in ihrem Wachstum nach oben sowohl wie nach unten beschränkt, und da sie sich stärker ausdehnt wie die Mittelschicht,

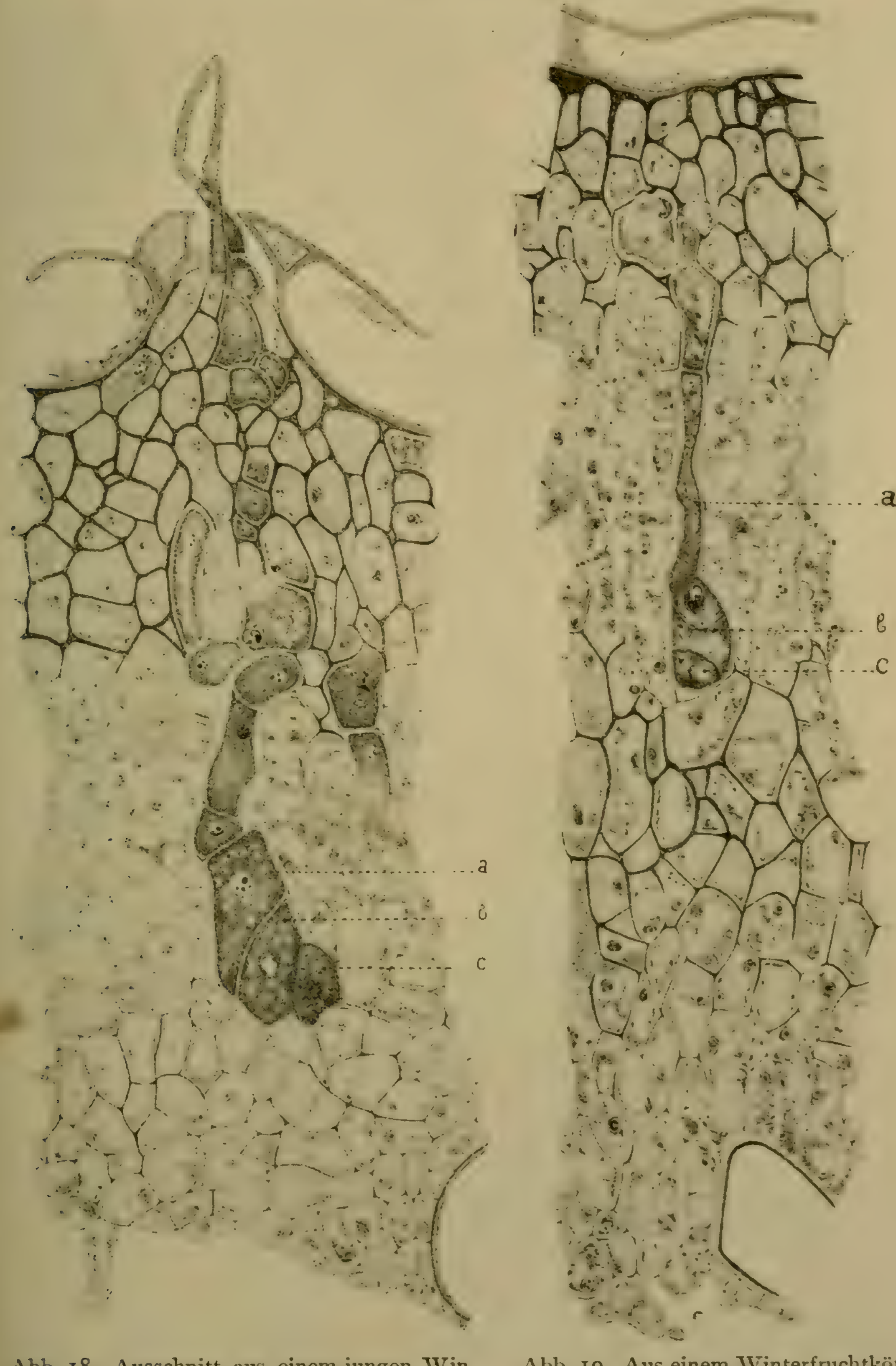


Abb. 18. Ausschnitt aus einem jungen Winterfruchtkörper von Cryptomyces mit einem weiter differenzierten fertilen Faden. (Vergr. ca. 830 fach.)

Abb. 19. Aus einem Winterfruchtkörper von Cryptomyces mittleren Alters, mit einem fertilen Faden kurz vor dessen Reife. (Vergr. ca. 830 fach.)

muß sie seitlich ausweichen; infolgedessen erscheint sie wellig hin und hergebogen. Die untere Zelle andrerseits stößt auf geringeren Widerstand, indem sie unbeengt nach den Seiten ausweichen kann.



Abb. 20. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper mittleren Alters von Cryptomyces. Die subterminale fertile Zelle gewinnt im Gegensatz zur terminalen an Bedeutung. (Vergr. ca. 830 fach.

Auf den ersten Blick mag es vielleicht müßig erscheinen, die Entwicklung des fertilen Fadens so sehr in alle Einzelheiten zu verfolgen. Doch in Anbetracht der sekundären Veränderungen, denen er nunmehr unterworfen ist, erwies es sich als dringend notwendig, ihn genau zu charakterisieren. Es stößt nämlich seine Identifizierung auf zunehmende Schwierigkeiten. Diese Komplikationen finden ihre Erklärung in dem abweichenden Verhalten der vegetativen gegenüber den fertilen Elementen. Da nämlich das Hypothecium und Epithecium immer mehr an Boden gewinnen, wird die Mittelschicht zunehmend eingeengt. Dadurch muß sich die fertile subterminale Zelle, welche ihr Längenwachstum unbeeinträchtigt fortsetzt, immer mehr stauen; das untere Ende

desselben verbreitert sich keulenförmig, das obere dagegen wird ausgezogen und es geht jeder regelmäßige Wachstumsverlauf verloren (Abb. 20). Die anschließenden Teile in den Nebenschnitten zu verfolgen, erscheint aussichtslos, da bei der großen Anzahl von Teilschnitten eine Kombination derselben zweifelhafte Resultate liefert. Da die Umrisse der terminalen Zelle sich genau ebenso unregelmäßig gestalten, so ist die Folge, daß zwei übereinstimmende Bilder in den seltensten Fällen gefunden werden. Nur durch einen Vergleich zahlloser Stadien gelingt es, das Zufällige vom Gesetzmäßigen zu sondern.

Die Sexualität.

Es wurde oben bereits angedeutet, daß die fertilen Fäden nur selten isoliert, vielmehr meistens gruppen- oder paarweise vereint auftreten. In diesem Falle ist es keineswegs selten, daß wir Fusionen beobachten. Derartige Vorgänge sind nun im Pilzreich überaus häufig, und zwar sind sie bald rein vegetativer, bald geschlechtlicher Art. Beide lassen sich auch bei Cryptomyces nachweisen und zwar ist der äußere Mechanismus in beiden Fällen genau derselbe: Von 2 benachbarten Fäden wachsen Einzelzellen aufeinander zu, indem sie entweder Papillen oder kurze Schläuche austreiben. Dann erfolgt die Vereinigung. Nichtsdestoweniger läßt sich die geschlechtliche von der ungeschlechtlichen Fusion scharf trennen. Die ungeschlechtliche kommt bei allen Entwicklungsstadien, auch bei jungen, ganz unausgereiften Fäden vor. Ihr Auftreten hängt ganz von den zufälligen Beziehungen der Lage ab. Niemals aber folgt auf die Fusion ein Übertritt der Kerne. Im Gegensatz dazu beschränken sich die geschlechtlichen Vorgänge auf die ausgereiften fertilen Zellen und auch da finden wir sie nur an bestimmten Elementen. Sodann treffen wir letztere nur kurze Zeit hindurch, im Spätsommer, im allgemeinen Mitte oder Ende August. Physiologisch ist dabei von Interesse, daß diese Fusionsvorgänge zeitlich zusammenfallen mit dem Abschluß der vegetativen Entwicklung. Das alles wollen wir im Folgenden Schritt für Schritt verfolgen.

Zu diesem Zwecke müssen wir nochmals zurückgreifen und zunächst die Frage beantworten: Zeigen die fertilen Fäden

schon in jüngerem Alter Merkmale, die auf einen Unterschied des Geschlechtes hindeuten? und dann: In welchem Verwandtschaftsverhältnisse stehen eigentlich die kopulierenden Zellen zueinander? Erst darnach können wir auf den Kopulationsvorgang selber eingehen. Was einmal die Frage nach der geschlechtlichen Differenzierung betrifft, so ist sie sehr einfach dahin zu entscheiden daß Unterschiede irgendwelcher Art sich nicht feststellen lassen. Schwieriger gestaltet sich die Frage nach deren Verwandtschaftsverhältnissen. Eine Lösung derselben wird erst dadurch ermöglicht, daß wir genau den Ursprung der fertilen Elemente verfolgen. Doch, wie schon des öfteren festgestellt, ist das bei älteren Stadien kaum mehr möglich, wir müssen daher auf jüngere zurückgreifen.

Erinnern wir uns zu diesem Zwecke an die Beschreibung, die sich an die Abb. 17 knüpfte. Schon in jugendlichem Alter teilte sich der fertile Faden in 2 Äste, deren Zusammengehörigkeit nur in günstigen Schnitten zu erkennen war. Wie sich nun fernerhin nachweisen läßt, liegen die beiden Zweige manchmal von vornherein eng aneinander, manchmal divergieren sie zunächst, um sich später wieder anzuziehen. Es können nun auch in älteren Stadien mit ausgebildetem Epithecium die Endteile derartig konvergierender oder parallel liegender Äste sehr oft gefunden werden; so ist es wahrscheinlich, daß sie wenigstens in einem Teil der Fälle auf die erwähnte Gabelung zurückzuführen sind. Ein derartiges relativ junges Stadium gibt die Abb. 21 wieder. Wir erkennen links den typischen fertilen Faden mit der langgestreckten subterminalen und der gedrungenen Terminalzelle wieder, an die sich dann noch undeutlich die reduzierte Endzelle anschließt. Vom Zellinhalt sind besonders die Kerne bemerkenswert, welche ihre volle Größe erreicht haben und mit großer Schärfe die 5 Chromosomen erkennen lassen. Weniger entwickelt ist der rechte Ast, dessen Ende noch spitz ist, da er das Hypothecium noch nicht erreicht hat. Allerdings dauert dieser Zustand nicht lange, und eine Abplattung tritt auch hier ein, sobald die Zelle auf das Hypothecium oder eben auf ihren benachbarten Partner aufstößt. Damit aber sind die Fusionsvorgänge in engerem Sinne eingeleitet.

Es finden diese, wie bereits bei früherer Gelegenheit betont wurde, ausschließlich im reifen, ausgewachsenen Fruchtkörper statt. Die Reife, die im August erreicht ist, erkennen wir

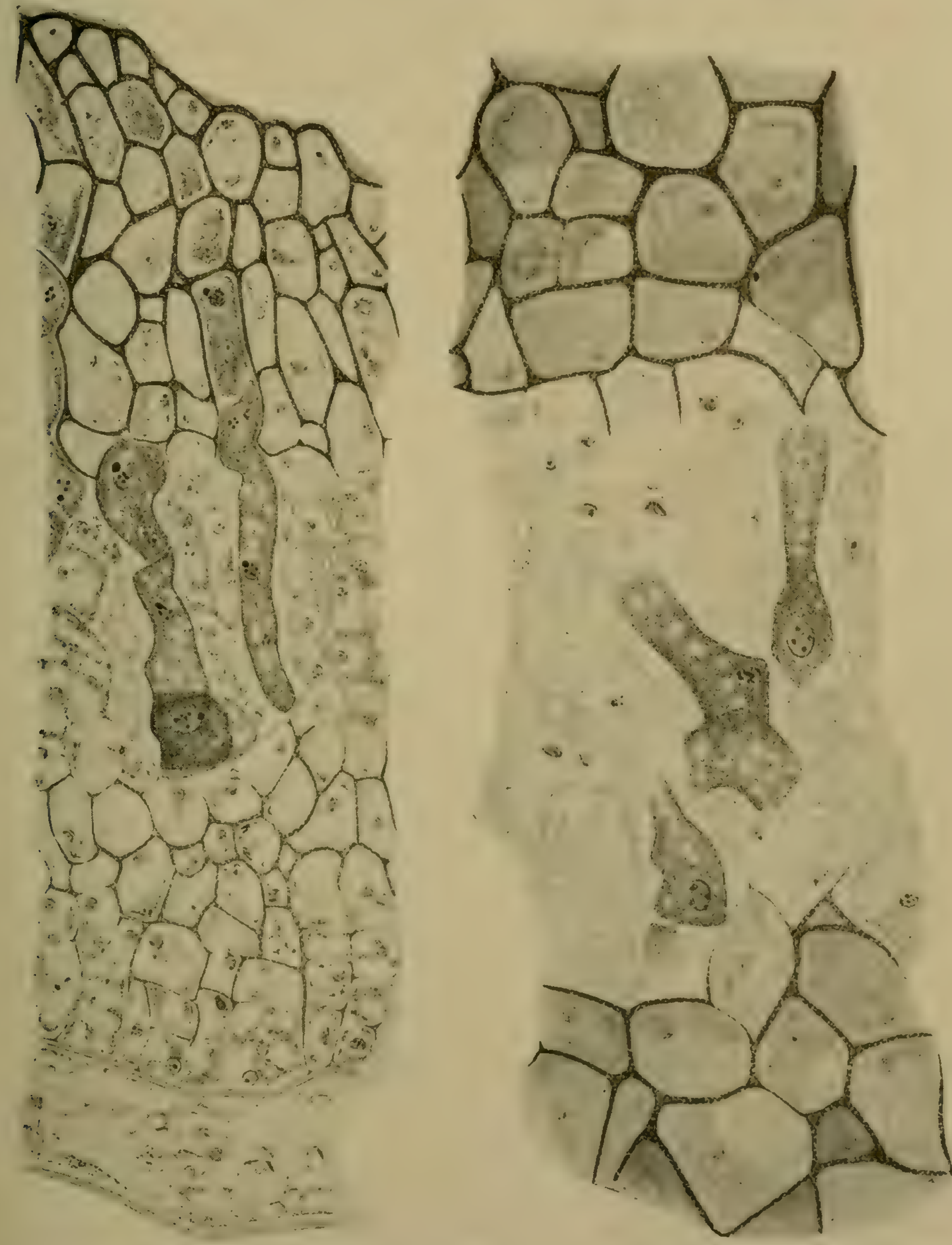


Abb. 21. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper mittleren Alters von Cryptomyces mit zwei konvergierenden fertilen Fäden. (Vergr. ca. 550fach.)

Abb. 22. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper mittleren Alters von Cryptomyces; die beiden fertilen Fäden verbinden sich durch eine Kopulationspapille. (Vergr. ca. 830fach.)

daran, daß nun sämtliche Gewebe sich in entwickeltem Zustande befinden. Ein Neuzuwachs an der Peripherie des Hypotheciums existiert jetzt nicht mehr, vielmehr sind auch dort die Zellen fertig ausgebildet und keilen sich mit ihren harten Wänden direkt in das Blattgewebe ein. Das Epithecium andrerseits besteht ebenso aus isodiametrischen Plectenchymzellen mit stark gebräunten Membranen, welche die Kerne und das Plasma meist verdecken. Im Gegensatz zu diesen Geweben steht die Mittelschicht, die von jenen so stark eingeengt wurde, daß ihr Durchmesser nur noch den 4. Teil des Hypotheciums beträgt. Ihre Zellen haben sich, verglichen mit den früheren, erheblich in die Länge gedehnt unter starker Verringerung des Querdurchmessers. Zwar unterscheiden sie sich nach wie vor von den fertilen Zellen durch die Plasmaarmut und die geringe Kerngröße; doch verwischen sich die Unterschiede viel mehr wie früher, und es ist oft im Einzelfalle eine Entscheidung nicht einfach. Vermehrt werden diese Schwierigkeiten noch durch das unregelmäßige Wachstum der fertilen Zellen, von denen bereits auf S. 90 die Rede war.

Den Schwierigkeiten, welchen die Untersuchung ausgesetzt ist, wäre dadurch abzuhelfen, daß nur Schnitte von größerer Dicke zur Anwendung kommen. Doch erwiesen sich derartige Präparate als unbrauchbar, weil bei ihnen die Kernverhältnisse zu undeutlich werden; gerade jetzt aber ist der Nachweis aller Einzelheiten z. B. auch der Chromosomen, von prinzipieller Bedeutung. Ein anderer Weg wäre die Kombination von Serienschnitten. Doch auch dieses Verfahren ist nicht anwendbar, da es bei der Kleinheit der Objekte mit zu großen Fehlerquellen behaftet ist. Einzig und allein bleibt wieder der Vergleich einer möglichst großen Anzahl von Beispielen übrig. Nur dadurch überhaupt ist es möglich, das Zufällige vom Gesetzmäßigen zu unterscheiden. So kommt es denn auch, daß die Belege, die späteren Abbildungen, mehr splitterhaft und viel weniger einheitlich erscheinen. Es ist eben Cryptomyces wegen der Unregelmäßigkeit seines Wachstums kein allzu günstiges Objekt.

Allen diesen Schwierigkeiten zum Trotz gelang es mit unzweideutiger Sicherheit nachzuweisen, einmal, daß die geschlechtlichen Vorgänge an die beiden fertilen Zellen geknüpft sind, und fernerhin, daß sie sich durch den Übertritt eines Kernes charakterisieren. Sind einmal auf die geschilderte Weise, die beiden kopulierenden Fäden nahe genug aneinander gelangt, so sehen wir plötzlich den Kern der subterminalen Zelle seinen Platz verlassen und an das basale Zellende herabrücken. Diese Wanderung ist Schritt für Schritt zu verfolgen und vollzieht

sich unter beständigem Wechsel der Gestalt. In den verengten Teilen der Zelle nimmt der Kern mehr langgestreckte Form an, am breiten unteren Ende angekommen, rundet er sich wieder ab. Seine Ankunft ist das Zeichen, daß jetzt die Fusion beginnen kann. Denn unmittelbar darauf beobachten wir, wie sich ein papillenförmiger oder schlauchartiger Fortsatz bildet, wie er etwa in der Abb. 22 zu erkennen ist. Unschwer identifizieren wir hier die subterminalen Zellen an ihrer Gestalt, während die terminalen Zellen nicht zu erkennen sind. Andere Schnitte wiederum, welche in dieser Beziehung deutlicher waren, zeigten, daß sich deren Plasma noch bedeutend mehr aufgehellt hatte, wie das in dem Stadium der Abb. 20 wiedergegeben ist. Eine Identifizierung ist nur noch durch die Gegenwart des großen Geschlechtskerns möglich. Aber auch dieser hat sich erheblich aufgelockert und die Chromosomen erscheinen jetzt nicht mehr gleichmäßig im Innern verstreut, sondern sind auf die Peripherie verteilt. — Während nun hier die Kopulationspapille die beiden subterminalen Zellen verbindet, finden wir in anderen Fällen diese Brücke zwischen der subterminalen und der terminalen Zelle. Es ist aber nicht immer möglich in jedem Einzelfalle zu bestimmen, um welche Zelle es sich handelt, da der splitterhafte Zustand der Bilder die Grenzen oft verwischt. Mag nun auch der Übertritt der Kerne aus der terminalen oder der benachbarten Zelle erfolgen, als sichere Tatsache bleibt bestehen, 1. daß eine Fusion immer nur zwischen zwei vordem getrennten gegenüberliegenden Fäden statffindet und 2), daß der überwandernde Kern aus einer der beiden fertilen Zellen stammt.

Den eigentlichen Kernübertritt nun erläutert die nächste Abb. (23). Zwar gibt uns auch diese keinen Aufschluß über das Verhalten der terminalen Zelle, die mit Sicherheit nicht zu identifizieren ist. Dafür aber ist die Kopulationsstelle der beiden Fäden im Längsschnitt getroffen, und wir sehen, daß einer der beiden Kerne eben die Grenzlinie überschreitet, um sich seinem Partner zuzugesellen. Dieser scheint ihm entgegenzuwandern, wie dessen flache Gestalt andeuten dürfte; als Wanderkerne dokumentieren sie sich fernerhin durch die Zusammenballung

des Chromatins, welches die Chromosomen vorübergehend verhüllt. Es sind nun, wie schon erwähnt, die Spuren dieses Kopulationsvorganges meist nur kurze Zeit zufinden, und der Kanal verschwindet bald nach vollzogenem Kernübertritt.



Abb. 23. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper mittleren Alters; die beiden fertilen Zellen sind miteinander verschmolzen und die Überwanderung des einen Kerns hat stattgefunden. (Vergr. ca. 830fach.)

Ausnahmsweise kann es aber auch vorkommen, daß er von längerem Bestande ist und auch dann erhalten bleibt, wenn schon wieder durch sekundäre Wachstumsvorgänge die fertilen Fäden auseinandergewichen sind, ohne daß noch ein Kernübertritt stattgefunden hat. In diesem Falle wird er mechanisch in die Länge gedehnt und ausgezogen. Es scheint mir sehr unwahrscheinlich, daß wir es mit einer normalen Bildung zu tun haben, eher dürfte es sich um eine verspätete Kopulation handeln, die unter der Ungunst der Verhältnisse zu keinem Abschluß gelangt ist. Denn derartige Stadien finden sich ausschließlich in den Wintermonaten, also gerade dann, wenn gewöhnlich Ruhestadien auftreten. Unter normalen Umständen verschwindet der Kanal alsbald, und es deutet nur noch eine schmale Ausbuchtung der Kopulationszelle auf dessen frühere

Existenz. Auf seine Funktion aber weist über seine Gegenwart hinaus der zweite Kern, der sich von jetzt ab in der subterminalen Zelle findet (Abb. 24). Er hat ebenso wie sein Nachbar wieder die normale runde Gestalt angenommen und nichts deutet mehr auf seinen fremden Ursprung. Was dann noch die terminale Zelle betrifft, so hat sie jetzt nach Abgabe ihres Kernes, ihre Rolle definitiv ausgespielt. Sie wird nach vollzogener Kopulation von der kräftigeren Nachbarin unterdrückt und verschwindet allmählich. Vom ganzen fertilen Faden bleibt einzig und allein die subterminale Zelle übrig, welche somit die fertile Zelle *κατ᾽ ἐξοχήν* darstellt. Sie allein ist die Trägerin aller weiteren Entwicklungsvorgänge; diese gipfeln in der Ausbildung des Ascus.

Bevor wir uns deren Beschreibung zuwenden, seien einige Bemerkungen allgemeineren Inhalts eingeschaltet. Verglichen mit dem raschen Wechsel, in dem die Entwicklung während der Sommermonate vor sich geht, vollziehen sich Veränderungen von nun ab recht langsam. Es scheint dieser plötzliche Wechsel darauf hinzudeuten, daß mit dem Kernübertritt ein gewisser Höhepunkt erreicht ist, auf den zunächst eine Verlangsamung und zeitweilige Ruhezustände folgen. Das harmoniert auch mit dem Verhalten anderer blattbewohnender parasitärer Ascomyceten. Als Beispiel greife ich Venturia inaequalis (Killian 1917) heraus. Auch hier erfolgt nach beendetem Kernübertritt nur noch die Anlage der ascogenen Hyphen, welche in unausgebildetem Zustande den Winter überdauern. Dieser Umschwung wurde dort auf die zunehmende Ungunst der Ernährungsverhältnisse zurückgeführt. Das Gleiche ist für Cryptomyces anzunehmen. Denn auch hier beobachten wir dann einen Stillstand der vegetativen Phase, wenn deren Ernährungsquelle, die lebende Wirtszelle versiegt. Nur fällt dieser Zeitpunkt hier mit dem Eintrocknen des Laubes im August zusammen, da ja Cryptomyces, wie wir sahen, zu einer saprophytischen Existenz nicht befähigt ist. In letzter Stunde trat dann im Inneren des Fruchtkörpers, wo die entwicklungsfähigen Elemente sich am längsten hielten, der Kopulationsprozeß ein, der seinerseits mit dem völligen Absterben und Eintrocknen des Farnlaubes eine mehrmonatliche Unterbrechung erfährt. Auf diesem trockenen



Abb. 24. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper mittleren Alters von Cryptomyces. Vom fertilen Faden bleibt nur noch eine Zelle übrig. Auf die vollzogene Kopulation deutet noeh die Papille und vor Allem die Zweizahl der Kerne. Rechts ist eine Fusionsstelle getroffen. (Vergr. ca. 830 fach.)

und ausgelaugten Nährboden kann ein Weiterwachsen nur dann stattfinden, wenn die Durchnetzung des Laubes neue Nahrungsquellen erschließt, vor allem dann, wenn wieder günstigere Vegetationsbedingungen eingetreten sind. So ist es zu verstehen, daß wir bis zum März hinein im Allgemeinen keine erheblichen Veränderungen antreffen. Allerdings können da lokale Verhältnisse modifizierend eingreifen, indem sie ungleiche Bedingungen schaffen. Dann treffen wir manchmal schon im Oktober Stadien, die an anderen Stellen sich erst im Februar ausbilden.

Dem eben Gesagten zufolge kann es für den diesjährigen Werdegang des fertilen Komplexes mit dem Kernübertritt sein Bewenden haben, und es folgt auf diesen Kulminationspunkt die Ruheperiode. Neben diesen rein zeitlichen Verhältnissen sind es aber auch die entwicklungsgeschichtlichen, die unzweideutig dartun, daß der Befruchtungsvor-

gang tatsächlich einen gewissen Wendepunkt bedeutet, der zunächst ein Abflauen der Lebensprozesse mit sich bringt. Denn war bisher die Wachstumstendenz des fertilen Fadens zentripetal nach dem Hypothecium zu gerichtet, so tritt jetzt das Umgekehrte ein. Dieser Umschwung macht sich zuerst an dem Verhalten der Kerne bemerkbar, die nicht mehr im Basalteil der fertilen Zelle liegen bleiben, sondern sich erneut auf die Wanderschaft begeben. Wie es bei derartigen Gelegenheiten üblich ist (cf. S. 95), nehmen sie ein langgestrecktes Aussehen an, und nun läßt sich Schritt für Schritt verfolgen, wie sie dem oberen Zellende zuwandern. So erläutert die Abb. 25, wie der eine den Anfang dazu macht, indem er eben in den verschmälerten Teil der Zelle eintritt. In der nächstfolgenden Abbildung (26) sehen wir ihn weiter auf dem Wege vorangeschritten, gleichzeitig aber beobachten wir auch an der fertilen Zelle selber eine derartige zentrifugale Wachstumstendenz, indem sich deren oberes Ende verdickt und mit Plasma füllt. Letzteres ist ganz besonders auffällig in dem Stadium, das die Abb. 27 wiedergibt. Hier konzentriert sich der gesamte plasmatische Inhalt im peripheren Teil; auch sind inzwischen beide Kerne dort angelangt. Diese völlige Umkehr der Polarität, wie sie bei der fertilen Zelle zu beobachten ist, zeigt auf der anderen Seite, daß die Korrelationen zwischen ihr und ihren Nachbaren sich geändert haben müssen. Denn hinfort ist ihr Entwicklungsvermögen ganz selbständig und von jeder fremden Beeinflussung unabhängig.

Immerhin spielen auch jetzt noch die Raumverhältnisse für ihre weitere Ausgestaltung eine wesentliche Rolle. Diese sind ja nicht überall gleich, wie besonders deutlich dann hervortritt, wenn wir die randlichen Partien des Fruchtkörpers mit dessen Mitte vergleichen. Hier können sich die fertilen Zellen frei entfalten, dort sind sie auf schmalen Raum eingekeilt und zusammen gestaucht. Auch jetzt begegnet uns eben auf Schritt und Tritt der formative Einfluß rein mechanischer Verhältnisse, die wir von früher her zur Genüge kennen. Die Hemmung des Längenwachstums, um die es sich vorwiegend handelt, ist natürlich am größten da, wo der verfügbare Raum am engsten ist, in der Ecke des Fruchtkörpers. Dort

wird denn die Entwicklung außerordendlich verlangsamt und auch auf das Notwendigste und Wesentlichste beschränkt. Mit



Abb. 25. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper mittleren Alters von Cryptomyces mit der fertilen Zelle; deren beide Kerne wandern nach dem apikalen Ende. (Vergr. ca. 830fach.)



Abb. 26. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper mittleren Alters von Cryptomyces mit der fertilen Zelle; der eine Kern ist auf seiner Wanderung in die Nähe des apikalen Endes angelangt. (Vergr. ca. 830fach.)

diesem langsamen Wachstum hängt es fernerhin zusammen, daß ältere Stadien an solchen Stellen noch länger erhalten bleiben wie üblich. Ganz anders ist der Werdegang der fertilen Zelle, wie er sich in der Mitte des Fruchtkörpers abspielt. Der Möglichkeit, sich frei zu entfalten entsprechend treffen wir dort weit kompliziertere Verhältnisse. Alles das ist aber nicht nur von entwicklungsmechanischem, sondern auch von rein entwicklungsgeschichtlichem Interesse. Denn ein Vergleich der Stadien in den verschiedenen Zonen des Fruchtkörpers bietet uns die Möglichkeit, die Entwicklung unter verschiedenen Bedingungen zu beobachten und damit das Wesentliche vom Unwesentlichen zu sondern.

Kehren wir daher, nach dieser Abschweifung, zurück zur rein entwicklungsgeschichtlichen Seite. Wir stellten bereits als wesentliches Merkmal für das Eintreten fruktifikativer Vorgänge fest, daß sich die Spitze des fertilen Fadens verdickt und daß sich in dieser Verdickung Plasma und Kerne anhäufen. Es findet hier eine Stauung am harten Epithecium statt, durch welche die weiche Spitze gewissermaßen ein Relief der betreffenden Stelle abgibt. Ihre Oberfläche erscheint bald flach, bald buchtig, ganz eben nach Maßgabe der Raumverhältnisse. Ein Zusammenhang mit jenem Gewebe ist schon längst aufgegeben, wie insbesondere daraus hervorgeht, daß gerade dort Neubildungen angelegt werden. Diese treten zunächst in die Erscheinung in Form von sackartigen Ausstülpungen der Spitze, und zwar werden sie meistens einseitig angelegt, wie es eben die Druckverhältnisse gerade ermöglichen (Abb. 27) Die geringe Größe dieses Bruchsackes bringt es mit sich; daß er von dem dicken keulenförmigen Ende der Mutterzelle meist verdeckt wird; auch fällt er infolge seiner exzentrischen Lagerung oft aus der Schnittebene heraus, und so erklärt es sich, daß er meistens der Beobachtung entgeht. Im weiteren Verlauf der Entwicklung wölbt sich nun der Fortsatz allmählich über das keulenförmige Ende und sitzt ihr schließlich, von der Seite betrachtet, nach Art einer phrygischen Mütze auf; häufiger trifft man ihn in der Vorderansicht, und dann erscheint er nur bei höherer Einstellung von der Keule scharf abgesetzt, während er bei tieferer allmählich mit derselben verfließt. In diese Neu-

bildung wandert nun einer der Zellkerne ein, wie die nächste Abb. zeigt (28). Wir sehen weiterhin, daß der Fortsatz selber sich erweitert und zum Haken umbiegt. Doch muß betont werden, daß die Verhältnisse nur ausnahmsweise so übersichtlich sind, da die Krümmung der Hakenspitze infolge

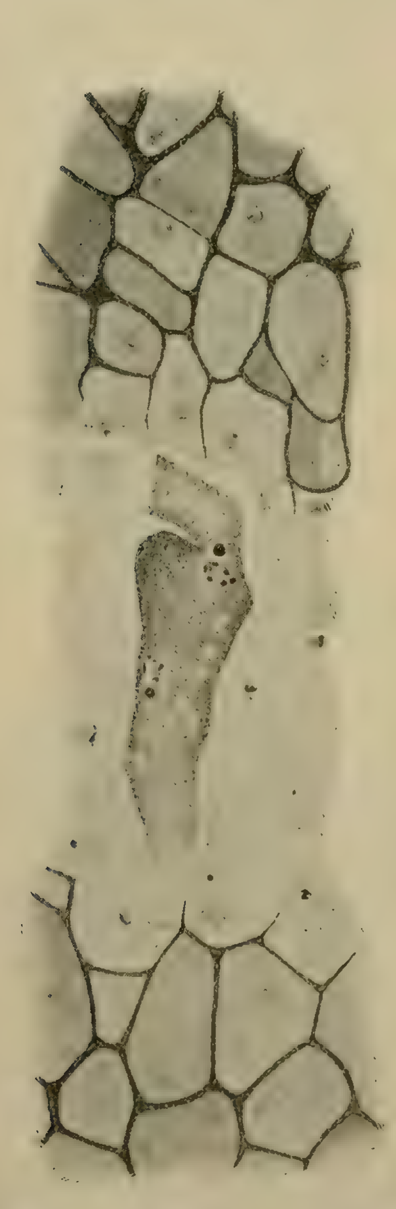


Abb. 27. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper von Cryptomyces. Die fertile Zelle verdickt sich an ihrem oberen Teil und bildet dort eine Ausstülpung, in die einer der Kerne einwandert. (Vergr. ca. 830fach.)

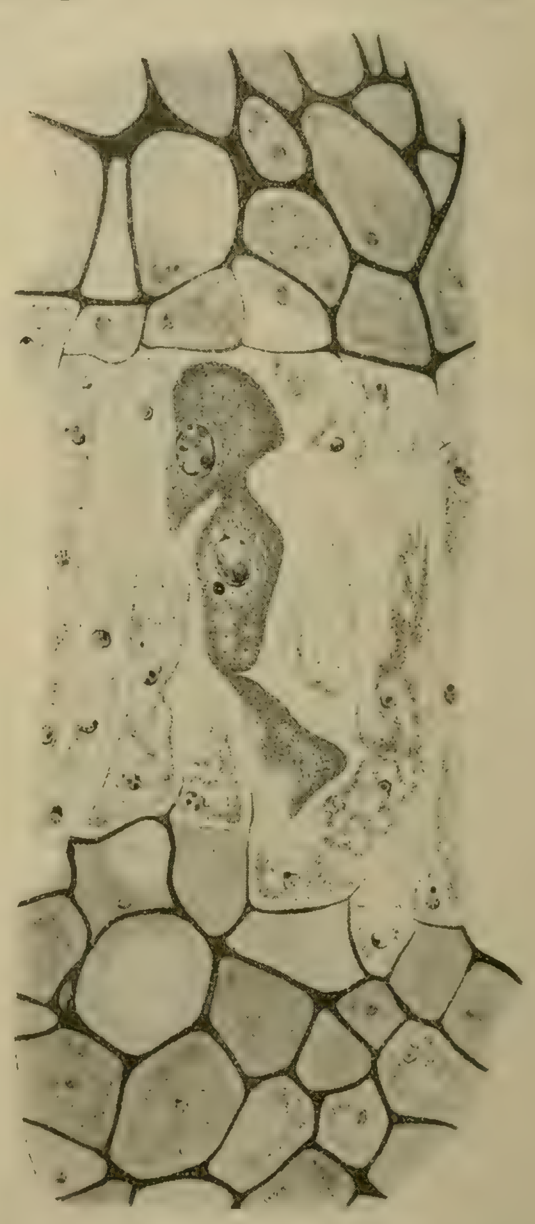


Abb. 28. Ausschnitt aus einem Winterfruchtkörper mittleren Alters von Cryptomyces mit der fertilen Zelle; einer der beiden Kerne ist in der Ausstülpung bereits eingewandert. (Vergr. ca. 830fach.)

mechanischer Druckverhältnisse meist bedeutend unregelmäßiger ausfällt. So erklärt es sich, daß einer der beiden Kerne leicht zu übersehen ist und der Trugschluß liegt nahe, es sei eine Fusion der beiden eingetreten. Doch eine erneute genaue Zählung der Chromosomen, deren Zahl 5 (vielleicht auch 6) beträgt, liefert den unumstößlichen Beweis, daß von einer solchen nicht die Rede sein kann. Im übrigen ist gerade jetzt, wo die Winterruhe noch nicht ganz ausgeklungen ist, nur selten die Gelegenheit zu einer solchen Feststellung der Chromosomen gegeben. Auch die Kerne befinden sich nämlich im Ruhestadium und zeichnen sich aus durch ihre linsenförmige Gestalt und die klumpenförmig zusammengeballten Chromatinmassen. Geeigneter erweisen sich Stadien, wie wir sie gegen das Frühjahr zu vorfinden.

Es ergibt somit die genaue Zählung der Chromosomen ebenso wie der Vergleich zahlreicher Stadien immer wieder die eine Tatsache, daß eine Fusion des Kernpaares vorläufig nicht eintritt. Im Gegenteil, wir finden sehr oft, daß es sich weiter geteilt hat. Letzteres ist dann der Fall, wenn infolge günstiger Konstellation die fertile Zelle schon vor Beginn der Ruheperiode eine größere Länge erreicht hat. Man trifft dann in ihrem Inneren 3 oder 4 Kerne, doch in den seltensten Fällen läßt sich die Zahl genau ermitteln, da die fertile Zelle nur ausnahmsweise ihrer ganzen Länge nach verfolgt werden kann. Es liegen diese Kerne in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen hintereinander gereiht; das unterliegt großen Schwankungen, wesentlich ist eben nur, daß stets 2 die Spitze besetzt halten. Eine weitere Stütze findet die letztgeäußerte Ansicht, daß gerade dieser Teil die Hauptrolle zu spielen bestimmt ist, darin, daß sich hier tatsächlich im Frühjahr die letzten wichtigen Veränderungen abspielen, welche direkt auf die Ascusbildung hinauslaufen. Derartige Umgestaltungen sind aber nur dann möglich, wenn der wachstumshemmende Einfluß des Epitheciums aufgehoben wird. In der Tat läßt die Abb. 29, welche den Stand der Entwicklung im Monat Mai illustriert, erkennen, daß die Mittelschicht sich nunmehr ganz unerheblich erweitert hat. An dieser Erweiterung beteiligt sich aber nicht mehr, wie früher, das Zuwachsgewebe der Mittel-

schicht aktiv. Dieses hat seine Rolle definitiv ausgespielt und wird mechanisch gedehnt. Nur in der Nähe der Hartschichten ist dessen zelluläre Struktur gewahrt, während weiter nach innen noch einige deformierte und ausgezogene Reste übrig bleiben. Ausschließlich die fertilen Elemente sind es, welche die Ausdehnung des Sclerotiums übernehmen. In unserer Abbildung sind deren 3 zu erkennen, und zwar stellen sie verschiedenartige Entwicklungsstufen dar. Am weitesten vorgeschritten sind die beiden oberen, die allerdings eine dem definitiven Ascus schon sehr nahe kommende Gestaltung zeigen. Deren Werdegang verfolgen wir später; zunächst besprechen wir die mittlere, welche den Anschluß an das Stadium der Abb. 28 vermittelt. Ein Zweifel über den Zuammenhang der beiden Formen ist einmal durch die eigenartige Gestalt der fertilen Zelle ausgeschlossen. Weiterhin erkennen wir auch die Plasmaansammlung im oberen Teile wieder. Ein Unterschied besteht lediglich darin, daß sich hier die Spitze erheblich gestreckt hat; so setzt sich der obere helle Teil undeutlich von einem mittleren, mit dichtem Plasma gefüllten ab. Nach dem, was auf S. 101 geschildert wurde, bedarf es jetzt keiner näheren Begründung mehr, daß ersterer der früher beschriebenen Ausstülpung entspricht; diese ist nicht wie in der Abb. 28 von der Seite, sondern in der Aufsicht, von vorne gesehen. Eine besondere Besprechung aber verdient das Verhalten der Kerne. Wir stellten in der erwähnten Abbildung fest, daß einer der Paarkerne in die Aus-

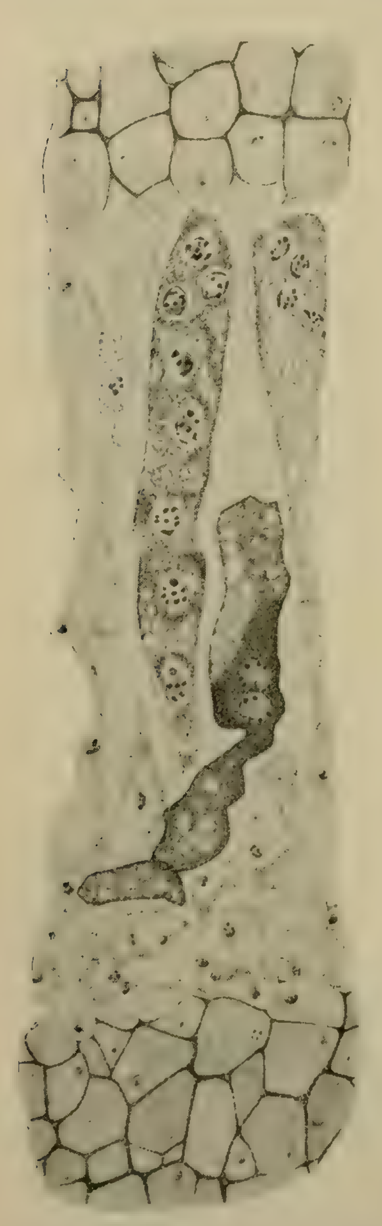


Abb. 29. Ausschnitt aus einem älteren Winterfruchtkörper von Cryptomyces. Es legen sich die beiden Kerne der fertilen Zelle eng aneinander, daneben ein 4-kerniger u. 8kerniger Ascus. (Vergr. ca. 550fach.)

stülpung eingewandert war; hier dagegen sehen wir, wie er wiederum in den darunter liegenden Teil zurückgewandert ist, wo er sich seinem Partner eng anpreßt. Doch wahrt jeder streng seine Individualität; denn einmal sind die Umrisse ununterbrochen zu verfolgen und auch die Chromosomen erscheinen unvermischt in zwei Kreisen zu je 5 oder 6 an der Peripherie des Kernes angeordnet. Dieses untätige Nebeneinanderliegen der Kerne dauert nur nicht lange an; bald fließen die Membranen unmerklich ineinander über. Das erkennen wir an den Kernen, die wir in Abb. 30 inmitten der fertilen Zellen liegen sehen. Der Fusionsvorgang selber erfolgt so, als seien die Kerne plastischer Natur, indem sie dauernd ihren Umriß wechseln, bald rundlich oval, bald eckig erscheinen. Das deutet darauf hin, daß gerade jetzt eine gründliche Durchmischung der Kernsubstanz stattfindet, und einen greifbaren Ausdruck findet das in dem Verhalten der Chromosomen. Wie die Abb. 31 darstellt[1], verlassen diese jetzt ihren peripheren Ort und verteilen sich gleichmäßig auf das Innere des Verschmelzungskerns. Immerhin bleibt auch da noch die Individualität eines jeden Einzelchromosoms gewahrt. Ihre Anzahl beträgt 10—12, also genau das Doppelte wie beim einzelnen Kern, wie übereinstimmend an mehreren Einzel-



Abb. 30. Ausschnitt aus einem älteren Winterfruchtkörper von Cryptomyces. In den fertilen Zellen geht die Verschmelzung der Paarkerne vor sich. Darüber 2 Asci mit verschiedenen Stadien der Sporenbildung. (Vergr. ca. 550fach.)

[1]) Der Schnitt geht durch die Zellen des Fruchtkörpers, daher dessen kompakte und relativ einfache Ausgestaltung (vgl. S. 99).

fällen festgestellt wurde. Schließlich ist die Durchmischung der Kernbestandteile abgeschlossen, und es rundet sich der Kern wieder regelmäßig ab; nur noch dessen Größe und eben die Zahl der Chromosomen dokumentieren ihn aber als Fusionskern. — Doch auch damit ist keine Ruhepause in der Entwicklung erreicht; gerade jetzt sehen wir im Kerninnern eigenartige Gestaltungsprozesse eintreten. Zunächst geben die Chromosomen ihre diffuse Verteilung auf und gruppieren sich in unregelmäßigen Spiralen und Schleifen; dabei ballen sie sich mehr und mehr zusammen, bis schließlich die einzelnen nicht mehr voneinander zu trennen sind; sie erscheinen jetzt in dunklen ungleichmäßigen Klumpen dem breiten Kernende angepreßt. Alle diese Erscheinungen sind nun keineswegs unbekannter Natur, vielmehr dürften sie allgemein im Pflanzenreiche verbreitet sein und sind als typische Kennzeichen der »Sy-



Abb. 31. Ausschnitt aus einem älteren Winterfruchtkörper von Cryptomyces. In den beiden fertilen Zellen ist die Verschmelzung der Paarkerne abgeschlossen. (Vergr. ca. 830fach.)

napsis« beschrieben. Es wird angenommen, daß jetzt gerade die Verschmelzung der Chromosomen stattfindet. Daß tatsächlich derartige fundamentale Umwälzungen im Innern vor sich gehen, darauf deutet wiederum der Umriß des Kernes, der sehr wechselndes Aussehen besitzt. Die Beobachtung ergibt denn auch weiterhin, daß die Chromosomen zu Paaren vereint aus der Synapsis hervorgehen. Ein anderes typisches Merkmal dieser Entwicklungsstufe ist das Auftreten eines Centrosomas, das sich mehr oder weniger deutlich vom Nucleolus abhebt. — Der Chromosomenpaarung folgt nun auf dem Fuß die erste Kernteilung, und zwar stellt diese eine Reduktionsteilung dar. Das geht unweigerlich aus der halbierten Chromosomenzahl hervor, die wir in der Telophase erkennen. Das Resultat ist also, daß aus dem Fusionskern mit doppelter Chromosomenzahl 2 kleinere Kerne mit reduzierter Zahl hervorgehen. Mit der Kernvermehrung geht, wie üblich, Hand in Hand eine Zellvergrößung und zwar betrifft diese ausschließlich den mittleren plasmareichen Teil der fertilen Zelle. Die obere Ausstülpung, die ja durch Rückwanderung ihres Kernes kernlos geworden ist, verliert zunehmend an Bedeutung und wird nur noch passiv von dem unteren Teile mit emporgehoben. Wir treffen sie hier noch eine Zeitlang als mützenförmigen Aufsatz, bis sie schließlich gänzlich verschwindet.

Es konnte nun des Weiteren lückenlos verfolgt werden, wie sich die Kerne vermehren. Aus dem Kernpaar werden deren 4 und aus diesen wiederum 8. Damit ist die Kernteilung in dem jungen Ascus zu Ende und es beginnen diejenigen Vorgänge, welche zur Sporenbildung führen. Einige Stufen derselben sind in den beiden Figuren 29 und 30 wiederzuerkennen. Alle diese Schritte vollziehen sich bekanntlich bei den Ascomyceten in einer ermüdenden Einförmigkeit. Auch bei Cryptomyces konnte irgend etwas, vom üblichen Schema Abweichendes, nicht entdeckt werden. Es erübrigt sich daher, näher auf den Gegenstand einzugehen, und es sei auf die rein cytologischen Arbeiten früherer Autoren, insbesondere Harpers hingewiesen. Ebensowenig bietet der eigentliche Vorgang der Sporenausstreuung etwas prinzipiell Neues. Es erfolgt die Ejaculation hier erst dann, wenn das Epithecium von den sich dehnenden

Ascis abgehoben ist. Diese Schicht hat im Winter ihre schützende Aufgabe erfüllt und eine Veränderung konnte an ihr dementsprechend nicht mehr beobachtet werden. Jetzt verliert sie durch die oben beschriebene Degeneration der sterilen Mittelschicht ihren Halt und wird dem Drucke der Asci nachgebend in unregelmäßigen Fetzen losgerissen. Die Schläuche liegen in reifem Zustand frei zutage und der erste Frühlingsregen löst die Ejaculation aus. Damit aber sind wir an dem Punkte angelangt, an dem unsere Betrachtungen einsetzten.

E. Allgemeiner Teil.

a) Biologisches.

Eine Diskussion über die allgemeine Bedeutung der vorliegenden Resultate ist am besten dann möglich, wenn wir dieselben mit denjenigen Ergebnissen vergleichen, zu denen schon frühere Autoren auf verwandten Gebieten gelangten.

Naturgemäß beginnen wir wiederum mit der Infektions- und Keimungsgeschichte von Cryptomyces Pteridis. Zunächst ist da die Frage zu entscheiden, wo unter den parasitären Pilzen wir Analogien zu suchen haben. Seit Brefelds klassische Untersuchungen, welche den experimentellen Nachweis erbrachten, daß manche Pilze der Keimung hartnäckig widerstehen, haben sich viele Untersucher mit deren Keimungsbiologie befaßt. Eine erschöpfende Besprechung der wichtigsten Arbeiten würde uns viel zu weit führen, und es mögen daher die Ergebnisse nur soweit herangezogen werden, als sie direkte Beziehungen zum vorliegenden Falle aufweisen.

Zunächst führten die Untersuchungen für die blattbewohnenden Ascomyceten, die bisher nur als Parasiten bekannt waren, zu dem Resultate, daß unter ihnen auch manche der Kultur, also der Ernährung auf saprophytischem Wege zugänglich sind. Besondere Verdienste erwarb sich auf diesem Gebiete Klebahn (1902, 1906, 1907, 1908, 1914). Dieser Autor wies nach, daß die blattbewohnenden parisatären Ascomyceten sich biologisch sehr verschieden verhalten. Denn ihre Ansprüche an die Ernährungsbedingungen sind von außerordentlicher Mannigfaltigkeit. Beispielsweise können die einen unter ihnen ihre ganze oder doch einen

großen Teil der Entwicklung auf künstlichen Nährböden durchlaufen und finden daselbst so günstige Bedingungen, daß sie in den Kulturen sogar Fruchtkörper bilden. (Gloeosporium nervisequum). Diese erinnern mehr oder weniger an Saprophyten, unterscheiden sich aber von diesen fundamental dadurch, daß sie selbständig ins Innere der gesunden Wirtspflanze einzudringen vermögen. Beiläufig sei bemerkt, daß auch aus dem Reiche der Saprophyten das Gegenstück zu jenen nicht fehlt; es sind das solche Pilze wie Mucor, Penicillium und Botrytis, die gelegentlich durch die verwundeten oder geschwächten Pflanzen eindringen und sich dort wie Parasiten verhalten. Da für letztere der Name Gelegenheitsparasiten üblich ist, so könnte man die Gruppe, welche Gloeosporium nervisequum charakterisiert, als Gelegenheitssaprophyten bezeichnen. Zwischen diese nun und die echten spezialisierten Parasiten schieben sich eine ganze Reihe von Übergängen ein. Die Endglieder, die echten Parasiten lassen sich dadurch charakterisieren, daß künstliche Ernährungsbedingungen sie zwar zur Keimung, aber nicht zur weiteren Entwicklung befähigen. Binnen längerer oder kürzerer Zeit kommt es zur Bildung von Apressorien, und damit hört die Ernährungsmöglichkeit auf saprophytischem Wege auf. Jetzt ist der Anstoß zur parasitären Lebensweise gegeben, und es muß der Pilz die Epidermis des Wirtes gewaltsam durchbrechen, um weiter sein Leben fristen zu können. Nun ist aber auch zwischen den Pilzen, welche diesem »Haftscheibentypus« angehören, insofern ein Unterschied gegeben, als die Zeit zwischen der Keimung der Sporen und dem Einbruch ins Innere des Wirtes von recht verschiedener Dauer ist. Die einen z. B. Polystigma sind zu einer längeren Ernährungsweise auf künstlichen Nährböden befähigt, bis sie eine Haftscheibe anlegen, die anderen dagegen bilden schon nach kürzester Zeit Apressorien. Hierher wäre Erysiphe zu nehmen. Solche Typen vermitteln den Übergang zu der höchstspezialisierten Gruppe, die als extreme Parasiten bezeichnet sein mag. Diese charakterisieren sich dadurch, daß schon die Keimung nicht ohne weiteres auf der Epidermis vor sich geht, sondern offenbar unter dem Einfluß der inneren Wirtsgewebe steht, auf deren Kosten sich auch die spätere Ernährung voll-

zieht. Es ist diese Gruppe insofern für uns von besonderem Interesse, als wir in Cryptomyces einen typischen Vertreter kennen lernten. Mit der extremen Spezialisierung steht also zum Ersten in Verbindung die Launenhaftigkeit, welche die Keimung dieses Pilzes auszeichnete. Der normale Weg zum Pilzinnern ist eben nicht durch die Epidermis, sondern durch die Spaltöffnungen gegeben. Wir müssen annehmen, daß gerade hier in der Atemhöhle oder doch im nächsten Bereiche der Schließzellen sich der Stoffumsatz der inneren Wirtsgewebe für den Parasiten in besonderem Maße bemerkbar macht. — Beiläufig sei bemerkt, daß man zu ähnlichen Anschauungen bezüglich der Uredineen-Keimung gelangte. Speziell für die Äcidiospore ist mit Sicherheit bekannt, daß sie durch die Spaltöffnung in das Innere des Wirtes hineingelangt. Ein derartiges Stadium, daß unserer Abb. 10 entspricht, bildet Lotsy (1906) für Phragmidium violaceum ab. Experimentelle Daten liefert z. B. Faber (1910) in seiner Untersuchung von Hemileia vastatrix. Im Wassertropfen auf die Nährpflanze gebracht keimten von den Sporen dieses Pilzes nur 8—14% und unter diesen drang die Hälfte durch die Spaltöffnungen der Blattunterseite ein.

Nun ist allerdings die Wahrscheinlichkeit, auf diesem spezialisierten Wege in den Wirt einzudringen, viel geringer, als wenn sich die Spore überall ihren Weg selbständig durch die Epidermis zu bahnen vermag; von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet würde die Spezialisierung einen Rückschritt zu dem Gelegenheitsparasitentum bedeuten, der ja auch zu einem aktiven und selbständigen Einbrechen nicht mehr befähigt. Doch werden auf der anderen Seite diese Nachteile durch so viele Vorteile wettgemacht, daß sie in ihrer Gesamtsumme doch als Fortschritt aufgefaßt werden müssen. Denn das Eindringen durch derartige natürliche Eingangspforten — die gewissermaßen die Achillesverse des Wirtes darstellen — ermöglichen es dem Parasiten, diejenigen Hemmnisse zu umgehen, welche ihm der Wirt entgegenzuwerfen vermag, und die wir unter dem Begriffe der Widerstandsfähigkeit zusammenzufassen pflegen. Hier kommen zunächst die Schutzeinrichtungen mechanischer und chemischer Art in Betracht, welche ihren Sitz in der äußeren Epidermisschicht haben. Diese kommen infolgedessen

im vorliegenden Falle überhaupt nicht zur Geltung; lediglich die Zahl und die Beschaffenheit der Spaltöffnungen und indirekt die auf den Öffnungsmechanismus einwirkenden Faktoren entscheiden zunächst darüber, ob eine Infektion zustande kommt. — Weitere Vorteile, welche die Spezialisierung mit sich bringt, sind besonders auch darin gegeben, daß dem Parasiten die ganze unsichere Existenz auf der Außenseite des Wirtes erspart bleibt. Hier ist er jedenfalls mehr den Schädigungen durch Trockenheit z. B. ausgesetzt, wie im Schutze der nährstoff- und wasserreichen inneren Wirtsgewebe. Ist er aber einmal dort eingenistet, so stehen seiner weiteren Ausbreitung Hindernisse kaum im Wege, da äußere Witterungsverhältnisse jetzt nur einen mittelbaren Einfluß auf ihn ausüben können. Mit frischer, ungebrochener Kraft kann er ohne weiteres zum Angriff auf den Wirt übergehen. Auch in dieser Beziehung verhält er sich abweichend von den weniger spezialisierten Parasiten. Denn wie wir auf S. 52 sahen, machen sich die Spuren seiner Tätigkeit schon in kürzester Zeit bemerkbar. Ein Gegenstück findet dieser Fall in dem Beispiel Peronospora infestans, einem Pilz, der keimungsbiologisch ebenfalls zu den extremen Parasiten zu rechnen ist. Nach Istvanffis (1913) Untersuchungen dringt der Keimschlauch der Zoosporen stets durch die Spaltöffnungen in das Innere des Blattes ein. Auch die experimentellen Studien von Müller Thurgau (1896) zeigen, daß Peronospora einen hohen Grad der Spezialisierung und damit verbunden der zweckmäßigen Anpassung erreicht hat. Bleibt das sporenhaltige Material auch nur 1 Tag unverdunstet auf der Blattunterseite liegen, so findet in erstaunlich kurzer Zeit eine Infektion statt. —

Verlassen wir nun die eigentliche Keimungsbiologie und gehen wir über zu der späteren Entwicklung, so macht sich auch da die extreme Spezialisierung bei der betrachteten Gruppe von Parasiten bemerkbar. Das gilt vor allem für ihre Angriffsweise auf die Gewebe des Wirtes. Für Cryptomyces beispielsweise wurde der Nachweis erbracht, daß er nur ganz bestimmte Gewebe und auch diese nur in einem gewissen Alter durch Invasion zu überwältigen vermag. Wie auf S. 71 gezeigt wurde, dringt er nur bei jugendlichen Zellen in das Innere

ein, während er gegen ältere, die sich durch Membranverdickungen des Eindringlings zu erwehren vermögen, ohnmächtig ist. Eine vollkommene Analogie findet dieses Verhalten auch bei den Brandpilzen, (speziell bei Tilletia tritici) die mit Brefelds Worten zu den höchst spezialisierten Parasiten im Pflanzenreiche zu rechnen sind. Genau wie Cryptomyces dringen die Brandpilze zunächst in die zartesten Gewebe vor, um von dort in die Neuanlagen zu gelangen. Unter besonderen Umständen dringt von da aus der Brandpilz auch in das Innere der Zellen; das gilt in erster Linie für die jungen Anlagen der Blütenstände, weil diese ausschließlich aus Parenchym bestehen und ihm infolgedessen besonders günstige Entwicklungsbedingungen bieten. Differenziert sich aber das Gewebe weiter, so kann der Pilz selbst an den Stätten, wo er ehedem üppig wuchs, später wieder verschwinden. Es ist der Weg, auf dem er dorthin gelangte, jetzt nicht mehr festzustellen. Auf die Parallelen mit Cryptomyces ist bloß hinzuweisen. Auch hier erwiesen sich die jüngeren undifferenzierten Blatteile als vom Pilze durchwuchert, während prosenchymatische Gewebe völlig frei sind. Ein Befall der gesamten Fiedern ist demnach auch hier nur so denkbar, daß er in embryonalem Zustande erfolgt, eben dann, wenn die einzelnen Teile noch nicht durch prosenchymatische Inseln getrennt sind. — Nun geht aber die Parallele zwischen der Infektionsgeschichte von Tilletia und Cryptomyces noch weiter. Ebenso wie Cryptomyces seinen Wirt den größten Teil der Vegetationsperiode hindurch so weit schont, daß nur bei ungünstigen Vegetationsbedingungen niemals die ganze Wirtspflanze abstirbt, ebensowenig verursacht Tilletia direkt ein Eingehen ihres Wirts. Es beschränkt sich vielmehr auch hier die Schädigung in erster Linie auf eine Stockung des Längenwachstums, die nach Lang (1917) auf eine Vergiftung des Gewebes durch Resorption der Pilzzellen zurückzuführen ist. Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch bei Cryptomyces derartige Ursachen maßgebend sind. Auch hier kommt es zu Wachstumsstockungen, die einhergehen mit krankhaften Veränderungen der Zellen. Letztere sind in besonderem Maße dort zu finden, wo allem Anscheine nach derartige Resorptionen vorkamen. Das dürfte beispielsweise der

Fall sein in dem Stadium das die Abb. 14 darstellt. Es wurde bereits bei deren Besprechung hervorgehoben, daß bei den meisten Zellen ein Einbruch des Pilzes sicher ist, ohne daß jedoch in ihrem Lumen eine scharfe Grenze zwischen Pilz und Wirtsplasma gezogen werden kann. Während aber bei Tilletia diese Vergiftungserscheinungen sich auch über das Pilzareal hinaus bemerkbar machen, hören sie hier mit der Verbreitung der Pilzfäden auf, wie aus eben derselben Abbildung zu entnehmen ist.

Durchmustern wir, nach Vergleichen suchend, auch die weitere Entwicklung der extremen Parasiten, so fehlt es nicht an interessanten Parallelerscheinungen. Überall konstatieren wir, daß zunächst keine Beeinflußung stattfindet, da der Parasit seinen Wirt anfangs stets soweit schont, als es sich mit seiner Ernährung verträgt. Als Beispiel greifen wir Plasmopara heraus. Dieser Pilz wächst in erster Linie im Interzellularensystem der Interkostalfelder, ohne den Wirt weiter zu schädigen. Erst später, wenn er sich hinreichend gekräftigt hat, kommt es zur Abhebung der Epidermis, also zur Vernichtung von Gewebe. Besonders genaue Daten liegen für den Rostpilz Aecidium Euphorbiae cyparissias vor, dessen Einfluß auf die Wirtspflanze Tischler (1911) untersuchte. Auch hier findet sich der Pilz anfangs nur in den Interzellularen des embryonalen Gewebes. Sobald aber durch die unterbundene Ernährung die Zellen ihren embryonalen Charakter aufgeben, bildet der Eindringling Haustorien aus, welche die Membranen durchbohren und direkt auf die Zellkerne loswachsen. Auch hier wird ein Teil der Gewebe zunächst verschont, wie z. B. die Gefäßbündel. Andrerseits sind auch Fälle bekannt, wo die Angriffsweise der Rostpilze je nach den Organen der Wirtspflanze verschieden ist. Das Mycel von Puccinia fusca beispielsweise wächst in den Knospen ausschließlich intercellular, in den Rhizomen dagegen inter- und intrazellular.

Es mögen diese Beispiele genügen, um die Gruppe der extremen Parasiten zu charakterisieren. Fassen wir nochmals ihre Eigenschaften kurz zusammen.

Zwar ist die Aussicht in das Wirtsgewebe hineinzugelangen für die Einzelspore geringer, aber einmal dort eingenistet, kann sie sich durch »schonende Behandlung« des Wirtes in relativ sehr kurzer Zeit ein großes Areal erobern. Gerade die Ge-

schwindigkeit ihrer Ausbreitung ist für sie von ausschlaggebender Bedeutung, da es gilt, den Wirt zu überflügeln, um stets im Bereiche der jugendlichen Gewebe zu bleiben. Älteren gegenüber sind ja die Hyphen machtlos. Kurz wir sehen, daß durch enge Anpassung an spezialisierte Verhältnisse sich die starken wie die schwachen Seiten des Pilzes zu einem harmonischen Gesamteffekt vereinigen. —

Im Gegensatz zu diesen extremen Parasiten stehen nun diejenigen, welche bei der Keimung eine Haftscheibe anlegen. Auch diese Gruppe sei kurz charakterisiert, damit die Unterschiede um so prägnanter hervortreten.

Diametral verschieden ist einmal die Angriffsweise auf den Wirt und infolgedessen die Einwirkung auf dessen Gewebe. Hier muß der Pilz zunächst gewaltsam die Epidermis durchbrechen, um überhaupt ins Innere des Wirtes hineinzugelangen. Auch weiterhin ist seine Spur durch Vernichtung und Abtötung der Wirtsgewebe gekennzeichnet. Damit hängt fernerhin zusammen, daß eine Auswahl der zu befallenden Organe oder Gewebe nicht stattfindet; denn es ist belanglos, ob sie dem Parasiten in jungem oder erwachsenem Zustande zum Opfer fallen. In beiden Fällen ist die Gegenreaktion des Wirtes, die Bildung von Wandverdickungen, zu überwinden. Daß wir es mit einem Vertreter dieses Typus zu tun haben, können wir also schon äußerlich daran erkennen, daß von ihm auch ältere Organe befallen werden.

Wenn nun auch der Typus des extremen Parasiten sich dadurch auszeichnet, daß er nach Art eines gewiegten Verbrechers alle ihm entgegen stehenden Schwierigkeiten möglichst umgeht, so ist damit nicht gesagt, daß Hemmnisse für ihn nicht existieren. Dem widersprechen einmal die Beobachtungen an Cryptomyces und die an anderen extremen Parasiten. Auch der extreme Parasit hat selbstverständlich die »außen bedingte Immunität« der Wirtspflanze zu überwinden, die Molz (1917) in seiner lesenswerten Abhandlung von der mechanischen chemischen und physiologischen Immunität reinlich trennt. Äußere Schädigungen, die hierher zu rechnen sind, wie z. B. Trockenheit, schwächen die Wirtspflanze mitunter derartig, daß indirekt auch der Parasit darunter leidet, indem seine Ernährungsquellen versiegen.

Als Ergebnis unserer Betrachtungen halten wir fest, daß Cryptomyces einer gut charakterisierten Gruppe von Parasiten angehört, welche bezüglich der Keimungs- und Infektionsbiologie in den verschiedensten Ordnungen und Familien des Pilzreiches ihre Analogien aufweist. Da es sich um reine Konvergenzerscheinungen handelt, so kann es andrerseits auch vorkommen, daß ein und dieselbe Art verschiedene Modi der Infektion besitzt. Beispielsweise dringen bei den Rostpilzen die Uredo- und Äcidiosporen durch die Spaltöffnungen, die Teleutosporen durch die Epidermis ins Wirtsinnere ein.

Etwas anders verhält es sich mit der Biologie der Fortpflanzungsorgane, die eher auf die Verwandtschaftsverhältnisse hindeutet. In dieser Beziehung schließt sich Cryptomyces dem Discomyceten-Typ an, über den Neues von prinzipieller Bedeutung hier nicht zu sagen wäre.

b) Entwicklungsgeschichtliches.

Nachdem wir so auf die biologischen Beziehungen hingewiesen haben, welche Cryptomyces mit den übrigen pilzlichen Schmarotzern verbinden, gehen wir dazu über, seine entwicklungsgeschichtliche Stellung zu charakterisieren. Beginnen wir mit der vegetativen Sphäre.

Wir sahen, daß die vegetativen Teile und die eigentlichen Fruchtkörpergewebe sich durch ihre weitentwickelte Anpassung an die spezifischen Lebensbedingungen auszeichnen. Es ist daher mit der Möglichkeit zu rechnen, daß sie durch sekundäre Modifikationen so verändert sind, daß sie bei der Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse kaum mehr in Betracht kommen. Einzig und allein die fertilen Fäden können uns Anhaltspunkte zur Lösung dieser Frage geben. Durch ihre geschützte Lage im Innern der Fruchtkörper sind sie den Einflüssen der Außenwelt entzogen und daher der Variation nicht unterworfen. Wir sind also berechtigt anzunehmen, daß sie wie Fossilien ihren ursprünglichen Charakter bewahrt haben.

Es soll nun diese fruktifikative Phase eine gesonderte Besprechung erfahren, was damit begründet sein mag, daß sie sich dem vegetativen Fruchtkörpergewebe gegenüber vollkommen

unabhängig verhält. Wir sahen, daß der fertile Faden anfangs frei nach Art eines Fremdkörpers in das Fruchtkörpergewebe hineinwächst. Erst später wird seine Ausgestaltung von der Spezialisierung des Fruchtkörpergewebes in Mitleidenschaft gezogen. Diese eigentümliche Erscheinung, daß entwicklungsgeschichtlich so heterogene und voneinander unabhängige Phasen, wie die fertilen Fäden und die sclerotischen Gewebe sich zu einem innigen Zusammenleben gefunden haben, dürfte seine ungezwungenste Erklärung dann finden, wenn wir sie als Anpassung an die spezifischen Lebensverhältnisse des Blattparasiten auffassen. Es garantiert zwar die Existenz im Inneren des Blattes dem Pilze so lange üppige Ernährung, als der Wirt am Leben ist. Ist aber derselbe einmal abgestorben, so werden im Gegenteil auf dem trockenen und ausgelaugten Nährboden die Bedingungen für einen hochspezialisierten Parasiten denkbar ungünstig. Die sexuelle Generation, die wie üblich, gerade durch die knappen Verhältnisse hervorgerufen wurde — wie die Gesetze der Physiologie lehren —, kommt dadurch in eine schlimme Lage. Das mag der Grund sein, weshalb sie ihren Schutz in den sclerotischen widerstandsfähigen Elementen sucht, da sie für sich allein niemals die ungünstigen Vegetationsbedingungen des Winters hätte überdauern können. Der beste Beweis für unsere Spekulation dürfte darin liegen, daß speziell bei Cryptomyces Sclerotien vorkommen, die sich ganz ohne fertilen Faden entwickeln[1]; fernerhin darin, daß wir einen ähnlichen Anschluß der sexuellen Phase an sclerotische Elemente überall, bei Ascomyceten sowohl wie bei Basidiomyceten treffen; vor allen Dingen aber in der Tatsache, daß die geschlechtliche Spezialisierung mit der vegetativen Entwicklung durchaus nicht parallel geht; eine Erklärung dieser Erscheinung ist aber nur so möglich, daß wir annehmen, daß zunächst die fertilen Elemente und die Sclerotien unabhängiger Natur sind. Cryptomyces stellt insofern einen besonders günstigen Fall dar, als der nachträgliche,

[1]) Auch sonst wird dieser Anschluß vielfach »verpaßt« und es finden sich ebenso häufig sterile wie fertile Sclerotien. Das dürfte vielleicht Autoren wie Brefeld dazu verleitet haben, überhaupt die Sexualität der Ascomyceten in Abrede zu stellen.

ontogenetische Zusammenanschluß beider wohl selten so deutlich in die Erscheinung tritt.

Wenn nun auch der fertile Faden zunächst vor den modifizierenden Einflüssen der Umwelt geschützt ist, so ist doch die Auffassung, es handle sich um ein rein primitives Organ, cum grano salis zu verstehen. Denn es sind auch hier dessen primären Merkmalen sekundäre Anpassungsmerkmale gegenüberzustellen, die sich allerdings erst im späteren Alter entwickeln. Den primären Zustand dürfte der aus einkernigen Gliedern bestehende Zellfaden darstellen, wie wir ihn im homogenen jungen Fruchtkörper vorfinden. Sekundärer Natur ist es, wenn von dem ganzen Faden schließlich nur noch 2 oder gar 1 Glied erhalten bleibt, das ausschließlich als Träger der geschlechtlichen Vorgänge fungiert. Denn das steht, wie erwiesen, im Zusammenhang mit der Abhängigkeit, in die sich die fertilen Fäden von den Fruchtkörpergeweben begaben. —

Was den Befruchtungsvorgang selber betrifft, der sich zwischen diesen fertilen Zellen abspielt, so besteht sein wesentliches Merkmal darin, daß ein Kernaustausch zwischen 2 Zellen von benachbarten, einander gegenüberliegenden, gleichartigen Fäden stattfindet. Dadurch wird eine von den Zellen zweikernig und ist somit als befruchtete Eizelle aufzufassen. Doch wäre es unstatthaft, sie auch so zu benennen: denn sie vereinigt, wie die Untersuchung ergab, noch andere Eigenschaften in sich, indem sie einmal als ascogene Hyphe fungiert und sich dazu noch in den eigentlichen Ascus umzubilden vermag. Vergleichen wir damit die entsprechenden Verhältnisse bei anderen höheren Ascomyceten, so sehen wir dort zwischen die Eizelle und den Ascus ein kompliziertes System von ascogenen Hyphen eingeschaltet, aus dessen letzten Endverzweigungen ausschließlich sich die Asci bilden. Es unterliegt demnach keinem Zweifel, daß Cryptomyces eine ganz erheblich vereinfachte Form darstellt. Ob diese Vereinfachung nun primärer oder sekundärer Natur ist, wäre wieder eine Frage für sich, die nur die vergleichende Entwicklungsgeschichte zu lösen befähigt ist. — Der hauptsächlichste Zweck der folgenden Zeilen ist es, diese Zusammenhänge aufzudecken. Was das Material zu diesem Vergleiche betrifft, so hätten wir es, dem Gesagten zu-

folge, an den Wurzeln sowohl wie an den Endverzweigungen des Ascomycetenstammbaumes zu suchen. Doch ist es schwer in dem dichten Gewirr von sich kreuzenden Zweigen, wie ihn dieser Stammbaum darstellt, einen einzelnen bis zu seinem Ursprung zu verfolgen. Trotzdem gelang es uns schon bei einer früheren Gelegenheit, als die stammesgeschichtlichen Beziehungen der Venturia inaequalis untersucht wurden, einen derartigen Hauptast freizulegen (Killian 1917). Für die Sexualität jenes Pilzes ließ sich ein gewisses Schema feststellen, das allen seinen Verwandten, sowohl den primär einfachen wie den sekundär komplizierten zugrunde lag. Es stellte sich nämlich das Archicarp dieser Formen als Spiralfaden dar, der vom Antheridium umwunden wurde. Zwischen den Spitzen dieser Organe, die je nach der Entwicklungsstufe verschieden spezialisiert waren, fand der Kernübertritt statt. Es ist dieser Spiralhyphentypus zwar bei den Ascomyceten außerordentlich verbreitet; doch zu dem vorliegenden Falle dürfte er keinerlei Beziehungen aufweisen. Hier liegen vielmehr nach dem auf S. 95 aufgestellten Grundschema die beiden fertilen Fäden getrennt nebeneinander, weshalb wir diese Gruppe als Parallelfadentypus charakterisieren wollen. Es beruhen die Unterschiede von rein vegetativen Zellen hier weniger auf der Anordnung des Komplexes wie beim Spiralfadentypus, als auf rein quantitativen Unterschieden, der Größe und dem Plasmareichtum der Zellen und der Gestalt der Kerne. Die Gestaltung der Endzellen, die bei Cryptomyces ein so auffallendes Merkmal darstellt, ist als Anpassungsmerkmal unwesentlich. Sehen wir also davon ab, so würde dem Schema des Parallelfadentypus etwa eine Kette von gleichartigen Zellen entsprechen, die nach der einen Seite (Lufthyphe!) mehr vegetativen Charakter annimmt, während das entgegengesetzte Ende ausschließlich, in den Dienst der Sexualität tritt. Als Vorbereitung zur Geschlechtsreife sehen wir an dessen Zellen Veränderungen sich abspielen, die lediglich quantitativer Natur sind.

Der Geschlechtsakt selber besteht in dem einfachen Überwandern eines Kerns, der sich aber erst im viel späteren Alter mit seinem Partner zum Fruchtkerne vereinigt. Erst jetzt, wo wir ihn aller unwesentlichen Merkmale entkleidet haben, findet

dieser Typus im Pilzreich seinesgleichen. Wir meinen die einfachen Verhältnisse, wie wir sie bei der niedrigsten Ascomycetenpruppe, den Endomyceten kennen. Aus diesen Familien sei speziell die Art Endomyces Magnusii herausgegriffen, welche die Sexualität von Cryptomyces aufs Genauste, wenn auch in vereinfachter Form wiederspiegelt. Auch hier bestehen die Sexualorgane aus hintereinander gereihten einkernigen Zellen, die sich als solche nur durch den Plasmareichtum und die Kerngröße legitimieren. Das schmächtigere Antheridium welches dem ♀ Organ gegenüberliegt, wächst konvergierend auf dieses zu und es verschmelzen beide durch Bildung einer Fusionspapille. Nun wandert der ♂ Kern zum ♀ hinüber, um mit ihm zu verfließen. Aus eben dieser Kopulationszelle entsteht ein vierkerniger Ascus. — Wir sehen, es besteht in allen wesentlichen Punkten vollkommener Analogie. Doch ist nicht zu vergessen, daß sich der Vergleich anf ein gewisses, vereinfachtes Schema von Cryptomyces bezog, über das sich dieser Pilz eben sekundär erhoben hat. Einmal hat er sich an die Wachstumsverhältnisse des sclerotischen Fruchtkörpers angepaßt, während Endomyces sich frei entwickelt; dann zeigt er bei der Anlage des Ascus Merkmale, die ihn ohne Zweifel den höheren Ascomyceten nähern. Gerade dieser letztere Punkt ist wichtig. Denn während sich das befruchtete Endomyces-Oogon direkt durch Abrundung zum Ascus ausbildet, schiebt sich hier zwischen fertile Zelle und Ascus eine Formation, die wir wenigstens als einen Anlauf zum Ascomyceten-Haken ansprechen können. Aber noch vermissen wir dessen typische Merkmale, die 2 malige konjugierte Teilung des Kernpaares und die Gruppierung der beiden Paarlinge in der Hakenstiel-Bogen- und Spitzenzelle. Hier scheinen sich vielmehr die beiden Kerne ungeteilt zu vereinigen und der Anlauf zum Haken in Form des Auswuchses bleibt ein Rudiment. Gerade diese direkte Entwicklung der fertilen Zelle zur ascogenen Hyphe ohne Dazwischenschaltung eines komplizierten Systems von verzweigten Fäden, ferner die direkte Vereinigung der ungeteilten Fusionskerne charakterisiert die primitive Entwicklungssufe von Cryptomyces. Denn bei solchen Ascomyceten, die sekundär durch Reduktion wieder vereinfacht werden, finden wir

trotzdem in den meisten Fällen noch den typischen Ascomycetenhaken.

Wie beiläufig bemerkt sei, ist Letzterer bei allen Ascomyceten so verbreitet, daß er direkt als deren Kenzeichen, als ruhender Pol betrachtet wurde. Es scheint also Cryptomyces in dieser Beziehung auf den ersten Blick eine ziemlich isolierte Stellung einzunehmen. In Wirklichkeit finden wir aber noch bei anderen Formen derartige Abweichungen. Diese gehören sowohl den niederen Ascomyceten an, wie auch den höheren, die unzweifelhaft eine sekundäre Reduktion erfahren haben. Und zwar findet sich die Rückbildung ebensogut bei dem Spiralfaden — wie dem Parallelfadentypus. — Als Beispiel für die primär einfache Gestaltung des ascogenen Systems greifen wir Monascus heraus; hier wächst die befruchtete Eizelle nicht mehr weiter aus, sondern bildet durch Einstülpung in ihrem Innern direkt einen 8 kernigen Ascus aus. Für die sekundäre Reduktion der ascogenen Hyphen liefert Thelebolus (Ramlow) als Vertreter des Spiralfadentypus und Sphaerotheca (Harper), dem Parallelfadentypus angehörig, besonders schöne Belege. Während Thelebolus uns etwas ferner liegt und nur als Konvergenzerscheinung heranzuziehen ist, interessiert uns Sphaerotheca weit mehr. Bei diesem Pilz sind bekanntlich die fertilen Elemente auf 2 Zellen, das Antheridium und das Archicarp reduziert, die nebeneinander gelagert sind und den Kernübertritt durch eine Fusionspapille bewerkstelligen. Es sollen sich die beiden Kerne im Oogon direkt vereinigen; der Fusionskern erfährt hierauf eine 2 malige Teilung und es gruppieren und teilen sich dessen Abkömmlinge im Innern des Oogons in der Anordnung, wie sie für den Ascomycetenhaken typisch ist. Es liegt nicht fern, Archicarp und Antheridium dieser Form von einem fertilen Faden hergeleitet zu denken, der die Zahl seiner Glieder bis auf ein einziges reduziert hat und Sphaerotheca als ein ziemlich vorgeschrittenes Glied des »Parallelfadentypus« aufzufassen. Liefert Sphaerotheca ein Beispiel für einen Pilz, dessen Sexualität noch deutlich ist, während er sonst sich zu reduzieren beginnt, so zeichnen sich höhere Ascomyceten durch ihren Geschlechtsverlust aus. Das konnte für den Spiralfadentypus (Killian 1917) nachgewiesen werden und Analoges werden

wir von vorneherein auch bei dem Parallelfadentypus erwarten. Nun aber ist zu bedenken, daß wenn bei diesem auch noch der Kernübertritt aufgegeben wird, nicht mehr viel übrig bleibt, um ihn zu charakterisieren. Es sei nur an die Schwierigkeiten erinnert, welche sich der Identifizierung schon bei Cryptomyces in den Weg stellten. Hierher dürften denn meines Erachtens noch manche Formen zu rechnen sein, über deren Sexualität, lediglich infolge technischer Schwierigkeiten, bisher der Stab gebrochen wurde. Gerade bei solchen, die ihre fertilen Fäden im Innern ausgedehnter Apothecien oder massiver Fruchtkörper anlegen, finden wir recht unbestimmte und zweifelhafte Angaben. Bei den einen soll der Kernübertritt aus vegetativen Zellen erfolgen, bei den anderen wird ein solcher überhaupt vermißt, und es wird angenommen, daß die Asci aus Zellen entspringen, die sich von vegetativen in nichts unterscheiden.

Ein Beispiel möge erläutern, daß da noch Manches unklar und ergänzungsbedürftig ist. Es wird uns dieses geliefert von den sexuellen Verhältnissen der Helvellineen. Beginnen wir unter ihnen mit der Gattung Leotia, die in dieser Beziehung am wenigsten reduziert erscheint. Hier bildet das ascogene Hyphensystem in dem umfangreichen Fruchtkörper ein verzweigtes Netz. Verfolgen wir nun dasselbe bis zu seiner Ursprungsstelle, so stoßen wir schließlich auf eine Zelle, die unzweifelhaft geschlechtlicher Natur ist und einer der Abbildungen zufolge als Fusionszelle gedeutet werden kann. Über ihre Herkunft erfahren wir leider nichts.

Auch noch in anderer Beziehung liefert die Gattung Leotia Vergleichsmomente. Bei Leotia chlorocephala finden wir nämlich eine Modifikation des Hakentypus insofern, als wir es hier mit einer Reihe 2kerniger Zellen zu tun haben mit nur undeutlicher Hakenkrümmung ganz ähnlich wie bei Cryptomyces.

Weiterhin wenden wir uns zu der Gattung Helvella; unter ihnen ist am besten bekannt Helvella elastica, die Mc. Cubbin (1910) untersuchte. Es bildet dieser Autor fertile Zellen ab, die in ihrer Konfiguration mit den entsprechenden bei Cryptomyces eine verblüffende Ähnlichkeit zeigen. In einer der Figuren glaubt man eine paarweise Fusion der Ascogon-Zellen zu erkennen, die sich hernach bei der Bildung der ascogenen

Hyphen gänzlich leeren; letztere entspringen den Ascogonzellen direkt, sind aber unverzweigt. Hier bei Helvella elastica sind leider die cytologischen Verhältnisse ebensowenig durchgearbeitet wie bei der Art Hellvella crispa, die in der Reduktion noch einen Schritt weitergegangen zu sein scheint, indem ihre fertilen Zellen sich nur durch die Größe und den Inhalt, aber nicht mehr durch die Gestalt der Zellkerne von den vegetativen unterscheiden. Auf ähnlicher Reduktionsstufe steht Mitrula (Dittrich 1902); doch sind die Ergebnisse zu wenig ausgeglichen, als daß wir mehr wie Andeutungen zu finden vermöchten. Schließlich verdient noch der Erwähnung die Gattung Geoglossum. Auch hier finden sich Verschmelzungen zwischen den Endzellen zweier Äste, unzweifelhaft sexueller Natur, die aber nicht zur Bildung eines Ascus führen, sondern rein vegetative Gebilde, Cystiden und Haare entstehen lassen. Es dürfte diese reduzierteste Form der Sexualität bei den Helvellineen eventuell als Funktionswechsel zu deuten sein.

Dieser hypothetische »Parallelfadentypus« ist also zunächst einmal deshalb von Interesse, weil er sich bei vielen Ascomyceten wiedererkennen läßt. Aber auch über die Ascomyceten hinaus findet er seine Analogien bei solchen Pilzstämmen, die sich sonst morphologisch weit von ihnen entfernen. Von jeher wurden den Phycomyceten gewisse Beziehungen zu den Ascomyceten zugeschrieben. Es ist daher von besonderem Interesse, daß wir auch da Vertreter finden, welche die geschlechtlichen Verhältnisse von Cryptomyces in den Grundzügen wiederspiegeln. Es wäre hierher zu rechnen Endogone (Buchholz, Guilliermond 1912). Die Befruchtung dieses Pilzes wird eingeleitet, dadurch, daß sich 2 besonders differenzierte Fäden parallel lagern. Der Kernübertritt findet statt zwischen den beiden Endzellen, die sich durch ihren großen Einzelkern auszeichnen. Auch hier wird die eigentliche Kernverschmelzung bis zur Fruchtbildung hinausgeschoben; vordem wandern sie in einen Fortsatz am oberen Zellende aus — man denkt unwillkürlich an die Hakenbildung bei Cryptomyces — und dieser nun bildet sich zur Sporenkapsel um, während die primäre Eizelle ihre Bedeutung einbüßt.

Weitere Anhaltspunkte zu einem Vergleich liefern dann die Uredineen, wenn auch die Brücke zwischen ihnen und den Ascomyceten viel schwankender ist. Denken wir uns zunächst ganz allgemein das Stroma höherer Pilze entstanden aus dem Zusammentreten einer Anzahl von Fruchtkörpern vom einfachen Charakter des Peritheciums. Nach Vuillemins Ansicht würde eben dieses Zusammentreten eine größere Variationsbreite bedingen und dadurch zu abweichenderen Verhältnissen wie bei den Uredineen hinführen. Soll das stimmen, so müssen aber auch die Geschlechtsverhältnisse der Uredineen irgendwelche Beziehungen zu denen der Ascomyceten aufweisen.

An diesen Punkt nun knüpfen die Dangeardschen Gedankengänge an. Dieser Autor ist der Ansicht, daß Analogien sehr wohl bestehen, nur sind sie im Laufe der Phylogenie zur Unkenntlichkeit verwischt. Er faßt die zweikernigen Zellketten, wie wir sie bei den Äcidien der Uredineen treffen, auf als entstanden aus der Nebeneinanderlagerung und Verschmelzung je zweier einkerniger fertiler Fäden. Bei den Uredineen allerdings würde der eigentliche Vorgang der Parallellagerung und Verschmelzung in der Ontogenie überhaupt nicht mehr angedeutet; vielmehr existiert hier von vorneherein eine Kette zweikerniger Zellen und es verschmelzen dann auch wie bei den Ascomyceten nachträglich die beiden Kerne. Was nun letztere betrifft, so finden wir da nicht mehr eine Kette von Zellen, sondern nur Einzelzellen, die wie z. B. bei Dipodascus sich parallel lagern und unter Kernübertritt verschmelzen. Genau dasselbe Schema parallel gelagerter einkerniger Gameten findet Dangeard auch bei den Phycomyceten wieder und von da ist nur ein kleiner Schritt zu den getrennt gelagerten Zoosporenbehältern niedriger algenartiger Vorläufer, deren Schwärmer sich außerhalb des Behälters paarweise vereinigen.

Wir sehen, wie man auf verschiedenen Wegen zu ein und derselben Auffassung bezüglich der Phylogenie der Ascomyceten gelangen kann.

Extreme Skeptiker werden mir entgegen halten, daß die Verallgemeinerung der Resultate, die zu der Aufstellung des Parallelfadentypus führte, verfrüht sei. Demgegenüber sei ausdrücklich betont, daß es sich lediglich um Arbeitshypothesen

handelt, die auf dem jeweiligen Stande des Wissens fußend, mit den Tatsachen stehen und fallen. Daß die Phylogenie der Ascomyceten noch recht viele dunkle Punkte aufweist, wurde mehr wie einmal angedeutet. Speziell Cryptomyces läßt sich kaum in eine der bisher bekannten Reihen einordnen. Es bedürfte dieser Fall dringend der Bestätigung und Erweiterung durch analoge Beispiele im Pilzreich. Zu diesem Zweck müßten einmal verwandte Formen wie Rhytisma und auch andere «ungeschlechtliche« wie Claviceps entwicklungsgeschichtlich durchgearbeitet werden. Beide Themata sind von mir bereits in Angriff genommen worden[1].

Es lag im ursprünglichen Plan der Arbeit, dem entwicklungsgeschichtlichen Teil noch einen physiologischen anzugliedern, der verschiedene Behauptungen des biologischen Abschnittes einer experimentellen Kritik unterziehen sollte. Leider sind infolge ungünstiger Bedingungen die Arbeiten über Vorversuche noch nicht hinausgelangt. Deren Abschluß möge bei späterer Gelegenheit erfolgen.

Proskau (O.-S.), Botanische Versuchsstation. Im August 1917.

Übersicht über die wichtigste Literatur.

Barker, B. T. P., 1903, The morphology and development of the ascocarp in Monascus. Ann. of Bot. 17, 167—234.

Blackman and Fraser, 1906, On the sexuality and the development of the ascocarp of Humaria granulata Quart. Proc. Roy. Soc. Ser. B. 77, 354—368.

Brefeld, O., 1891, Unters. aus d. Gesamtgebiet d. Mykologie. H. 10.

Brooks, F. T., 1911, The Development of Gnomonia erythrostoma. Ann. of Bot. 25, 585—605.

Brooks, 1911, The Development of the Ascocarp in Leotia. Bot. Gaz. 50, S. 443.

Büsgen, 1893, Über die Eigenschaften der Keimlinge parasitärer Pilze Botan. Ztg. 51, S. 53.

Buchholtz, 1912, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Endogone. Beih. z. botan. Centralbl. II. 29, 147—225.

Caruthers, 1911, Cytology of Helvella crispa. Ann. of. Bot. 25, 243.

Dangeard, P. A., Recherches sur la sexualité des Ascomycètes. In den Jahrgängen 1888—1907 von „Le botaniste". Poitiers.

[1]) Inzwischen ist mir bei beiden Pilzen auch schon der Nachweis von Sexualzellen, bei Claviceps bereits von geschlechtlichen Vorgängen geglückt.

Dittrich, 1902, Entwicklungsgeschichte der Helvellineen. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 8, 12.

Durand, E. J., 1908, The Geoglossaceae of Northern Amerika. Ann. Mycol. 6, 386—477.

Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.

Ewert, R., 1917, Ermittlung der in den Teerdämpfen enthaltenen pflanzenschädl. Bestandteile usw. Thiels Landwirtsch. Jahrb. 50, 695.

Faber, v. F. C., 1910, Zur Infektion und Keimung der Uredosporen von Hemileia vastatrix. Ber. d. Dtsch. bot. Ges. 28, 138—147.

Fisch, C., 1882, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Ascomyceten. Bot. Ztg. 40, 851, 857, 899.

Frank, B., 1887, Krankheit der Süßkirsche im Altenlande (Gnomonia erythrostoma). Landw. Jahrb. 16.

—, 1883, Über einige neuere und weniger bekannte Pflanzenkrankheiten. Landw. Jahrb. 12, 524.

Fraser, H. C. J., 1908, Contribution to the Cytology of Humaria rutilans. Ann. of Bot. 22, 35—55.

Fraser and Brooks, 1909, Further studies on the Cytology of the ascus. Ann. of Bot. 23. 537—549.

Fraser and Welsford, 1908, Further contribution to the Cytology of the Ascomycetes. Ann. of Bot. 22, 465—477.

Guillermond, 1913, Les progrès de la Cytologie des Champignons. Progressus rei botan. IV, 389—542.

Glück, 1899, Vergleichende Morphologie der Flechtenspermogonien. Verh. d. naturw. Vereins zu Heidelberg.

Harper, R. A., 1896, Über das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten. Jahrb. f. wiss. Bot. 29, 655.

Istvanffi, 1913, Etudes sur le mildou de la vigne. Ann. de l'institut Central ampélo gique royal hongrois, IV.

—, 1912, Infektionsversuche mit Peronospora. Centralbl. f. Bact. II 32, 551.

Juel, H. O., 1902, Über Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei Dipodascus. Flora. 91, 47.

Killian, 1917, Über die Sexualität der Venturia inaequalis. Zeitschr. f. Bot. 9, 534.

Klebahn, H, 1902, 1906, 1907, 1908, Untersuchungen über einige Fungi imperfecti und die zugehörigen Ascomycetenformen. Sorauers Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 12, 16, 17, 18.

—, 1914, Kulturversuche mit Rostpilzen. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 24, 1—32.

Kniep, 1916, 1917, Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten IV und V. Zeitschr. f. Bot. 8, S. 354; 9, 81.

Küster, 1915, Pathologische Pflanzenanatomie. II. Aufl.

Lang, W., 1917, Beeinflussung der Wirtspflanze durch Tilletia tritici. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 27, 80.

Daselbst auch weitere Literatur über die Beeinflussung des Wirts durch Brandpilze.

Lotsy, 1907, Vorlesungen über botanische St mmgeschichte. I. Algen und Pilze.

Ludwig, F., 1886, Über Alkoholgärung und Schleimfluß lebender Bäume und deren Urheber. Ber. d. D. bot. Ges. **4**, 17.

Mac Cubbin, 1910, Develop. of the Helvellinea. Bot. Gaz. **49**, S 195.

Maire, R., 1905, Recherches cytologique sur quelquess Ascomycetes. Ann. Myc. 3 1 3—154

Massee, 1897, Monography of Geogloss cea . Ann. of Bot. **11**.

Meyer, 1888, Untersuchungen über die Entwicklung parasitärer Pilze bei saprophyt. Ernährung. Landw. Jahrb **17** 915

Muth, 1916, Welche Teile des Rebenblattes sind der Peronosporainfection am meisten ausgesetzt usw. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. **26**, 454.

Molz, 1917, Über die Züchtung widerstandsfähiger Sorten landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Zeitschf. f. Pflanzenzücht. V, 120.

Müller-Thurgau, 1896, Über die Tätigkeit pilzkranker Blätter. Pomolog. Monatshefte. 146.

Nienburg, 1914, Zur Entwicklungsgeschichte von Polystigma rubrum. Zeitschr. f. Bot. **6**, 369.

Nordhausen, M., 1899, Beiträge zur Biologie parasitärer Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot. **33**, 1.

Petri, 1907, Beobachtungen über die Blattgallen d. Azalea indica durch Exobasidium Azalea . Ann. myc. **5**, 341.

Ruhland, 1900, Untersuchungen über die Morphologie der stromabildenden Sphaeriales Hedwigia. **39**, 4.

Stoppel, R., 1907, Eremascus fertilis. Flora. **97**, 334.

Tischler, 1912, Beeinflussung der Euphorbia cyparissias durch Uromyces Pisi. Flora. N. F. IV. 1.

Vuillermin, P., 1908, Les bases actuelles de la systématique en Mycologie. Progressus rei botanicae.

Wakker, 1892, Über den Einfluß parasitärer Pilze auf die Nährpflanze. Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. **24**, 500.

Besprechungen.

Karsten, G., und Schenck, H., Vegetationsbilder.

Jena, Gustav Fischer. 1916 und 1917.

Seit der letzten Besprechung in Bd. 7 unserer Zeitschrift (1915, S. 433) sind erschienen:

12. Reihe, Heft 7. L. Adamovic, Vegetationsbilder aus Mazedonien. 37—40. Phrygana bei Saloniki in verschiedenen Formen der Ausbildung. 41. Schutthaldenformation. 42. Tomillares bei Saloniki.

Heft 8. L. Diels, Vegetationstypen am unteren Kongo. 43. Brackwasser-Mangrove am Kongo. 44. Hyphaena-Savanne. 45—47. Adansonia-Savanne. 48. Buschwald — alles bei Boma.

13. Reihe, Heft 1/2. M. Rikli, Kreta und Sizilien. 1 und 2. Felstriften, Phrygana, Macchien. 3—6. Auenwälder und Barranco-Flora. 7—9. Gebirgswälder — dies alles von Kreta. Von Sizilien: 10. Papyrus am Anapo. 11—12. Pflanzenwelt am Aetna.

Heft 3/4. Arnold Heim, Charakterpflanzen der Halbinsel Nieder-Kalifornien. 13. Pachycereus calvus. 14. Pachycereus pecten-aboriginum. 15. Lemaireocereus Thurberi. 16. Lemaireocereus eruca. 17. a) Lemaireocereus gummosus, b) Opuntia cholla. 18. Lophocereus australis und Opuntia cf. clavellina. 19. Rhizophora mangle. 20. Washingtonia sonorae. 21. a) Kaktussteppe nördlich Todos Santos. b) Mesquitebusch. 22. a) Yucca valida. b) Die Flechte Orchilla. 23. a) Pachycormus discolor, blühend. b) Ficus Palmeri. 24. Idria columnaris Kellog.

Heft 5 und 6. A. Ginzberger, Gebiet des Monte Maggiore bei Abazzia. 25. Karstwald in der »Villa Triestina« bei Ika. 26. a) Reiner Bestand von Lorbeer bei Abazzia. b) Kastanienhain. 27. Felsige Stelle in einem Karstwalde bei Vranja. 28. a) Parkartiger Karstwald. b) Wiese bei Vranja. 29. Kultivierte Doline. 30. Schlucht nächst der Kirche von Vranja (280 m). 31. Abgeholztes und beweidetes Gelände. 32. a) Felsen am Südosthang des Petnički vrh oberhalb Ika. b) Harnstrauch (Osyris alba L.). 33. Rosa spinosissima L. 34. a) Rotbuchenwald auf dem Kamm des Monte Maggiore. b) Krainer Kreuzdorn (Rhamnus fallax Boiss.) 35. a) Wiese nahe beim Stephanie-Schutz-

haus. b) Pfingstrose (Paeonia officinalis L.) am Rande eines Rotbuchenwaldes. 36. Weißer Affodill.

Die große Mehrzahl der Bilder ist wiederum sehr scharf und sehr lehrreich. Oltmanns.

Graebner, P., Synopsis der mitteleuropäischen Flora.

93. Lief. Leipzig (Wilh. Engelmann). 1917.

Die Lieferung bringt die Fortsetzung der Caryophyllaceen in der bekannten gründlichen Durcharbeitung, nämlich den Schluß von Stellaria, ferner Moenchia und den Anfang von Cerastium. Es ist erstaunlich, mit wie kritischem Blick die zahllosen kleinen Sippen, die in der Literatur beschrieben wurden, richtig bewertet werden. Gerade dieses Heft wird daher bei Ordnungsarbeiten in größeren Herbarien von großem Nutzen sich erweisen. Bei der Bearbeitung von Cerastium hatte sich der Verf. der wertvollen Mithilfe von C. Correns zu erfreuen. Hoffentlich werden die folgenden Lieferungen, die nunmehr im Verlage von Gebr. Bornträger erscheinen sollen, nicht lange auf sich warten lassen. Pax.

Pax, F., Die Pflanzenwelt Polens.

S. A. aus Handbuch von Polen. Herausgegeben von der Landeskundlichen Kommission beim Generalgouvernement Warschau. S. 179—212. Karten VII bis VIII, Taf. 8—13. Berlin, Dietrich Reimer (E. Vohsen). 1917.

Die Landeskundliche Kommission beim Generalgouvernement Warschau hat es verstanden, in kurzer Zeit die bei uns so wenig bekannte polnische Literatur zu verarbeiten und in ihrem »Handbuch von Polen« für jeden Zweig der Landeskunde eine inhaltreiche Zusammenfassung des Wesentlichen daraus zu gestalten. Für die Pflanzengeographie war Verf. an ihren Arbeiten beteiligt; seine übersichtliche Darstellung der Pflanzenwelt beruht aber vielfach auch auf eigener Anschauung. Überall stützt sie sich auf das Studium der Areal- und Vegetationslinien und ist belebt durch häufige Ausblicke auf Schlesien und die Karpathenländer.

Wie in der ganzen Natur, so gleicht Polen im Norden und in der Mitte in Flora und Vegetation den nördlich und westlich benachbarten Teilen Preußens und Posens, und die Landschaften am baltischen Höhenrücken bieten ebenso wie das eintönige Mittelpolen wenig Eigenart unseren östlichen Grenzmarken gegenüber. Atlantische Einflüsse sind beinahe ganz verschwunden, an ihrer Stelle beginnen östliche Züge bedeutsam zu werden, namentlich wenn man jenseits der Weichsel der

Niederung des Bugs näher kommt. Selbständiger sondert sich Südpolen von dem übrigen Lande ab. Der Zone der alten Schollen angehörend, bietet es mannigfacheren Wechsel der Gesteine und schon dadurch eine reichere Flora; zugleich äußert sich im Vorkommen mancher montanen Species die etwas höhere Lage des Gebietes. Auch in sich ist es schärfer gegliedert und in besser begrenzte Bezirke zerlegbar. Geohistorisch erscheint es dadurch bevorzugt, daß ihm während des höchsten Standes der Glazialzeit die eisfreie podolische Platte nahelag, und daß es von der letzten Vereisung nicht direkt betroffen war. Die Wurzeln seiner Flora liegen also im Interglazial und sind älter als die der nordpolnischen. Auf den Gips- und Kalkböden des unteren Nida-Gebietes, in dem lößreichen Hügellande von Lublin und Cholm haben sich daher wärmesuchende Arten gehalten, die diesen Floren ihre besonderen Züge verleihen. Überhaupt scharen sich in Südpolen zahlreiche Arealgrenzen, wie auf den beiden Karten, die Verf. beigibt, recht anschaulich hervortritt. L. Diels.

Zade, A., Der Hafer. Eine Monographie auf wissenschaftlicher und praktischer Grundlage.

Jena. 1918. 8⁰. VIII + 355 S. 31 Abb. im Text.

Es war ein verdienstliches Werk, daß Verf., dem wir schon eine Anzahl wertvoller Beiträge zur Kenntnis des Hafers verdanken, sich entschloß, die darüher vorhandenen Forschungsergebnisse in einer »Monographie auf wissenschaftlicher und praktischer Grundlage« zusammenzustellen. Der Hafer hatte noch bis vor kurzem von den Hauptgetreidearten nur wenig Beachtung selbst in der landwirtschaftlich-botanischen Literatur gefunden, was Verf. wohl mit Recht darauf zurückführt, daß dieses Getreide selbst bei mangelhaften Kulturmaßnahmen eine verhältnismäßig hohe Ertragsfähigkeit offenbart, ferner die Haferkörner weniger zur Ernährung des Menschen als vornehmlich zu Futterzwecken für die Haustiere Verwendung fanden. Nachdem nun, durch die Kriegsverhältnisse veranlaßt, die Verfütterung des Hafers an die Tiere im Abnehmen begriffen ist, seine Verwertung zur Herstellung menschlicher Nahrungsmittel dagegen immer mehr zunimmt, ferner man erkannte, daß für ihn, wenn er auch noch so bedürfnislos ist, Düngung und Pflege ebenso wertvoll sind, wie für die anderen Getreidearten, nachdem schließlich das erwachte Interesse für den Hafer sich in zahlreichen Einzel-Veröffentlichungen der letzten Zeit zu erkennen gab, schien eine übersichtliche Zusammenstellung unseres Wissens über diese Getreideart, die bisher fehlte, von Wert. So entstand das vorliegende, mit einer Anzahl instruktiver Abbildungen ge-

schmückte Werk, in dem wir alles Wissenswerte über den Hafer, in übersichtlicher Anordnung zusammengefaßt und kritisch gesichtet, dargestellt finden.

Der Geschichte und Heimat des Hafers wird im ersten Abschnitt gedacht, wobei eine besonders umfangreiche Literatur Verwertung fand. A. Schulz' wertvolle Arbeit »Die Geschichte des Saathafers« (41. Jahresber. d. Westfäl. Provinzial-Vereins f. Wissensch. u. Kunst, Botan. Sekt. 1913) hätte dort noch Erwähnung finden können. Es folgen dann Angaben über Name, Verbreitung, Statistisches betr. Anbau- und Erntemengen u. a. m. — Morphologie, Physiologie, Ökologie und Systematik des Hafers werden in den folgenden Abschnitten behandelt. Landwirtschaftlich wertvolle Angaben betr. Ernte und Aufbewahrung, Hafersorten, Züchtung und den Hafer als Futter- und Nahrungsmittel machen den Schluß.

Das Buch erhält dadurch seinen besonderen Wert, daß die bisherigen Literaturerscheinungen in ihm nur nach eingehendem kritischem Studium verwendet, ferner die Ergebnisse zahlreicher eigener experimenteller Untersuchungen darin niedergelegt wurden. Nach alledem wird es denn sicher seine ihm vom Verf. zugedachte Aufgabe in vollkommenster Weise erfüllen, nämlich als Leitfaden und zugleich Nachschlagebuch für alle dienen, die dem Hafer, sei es nach theoretischer oder auch praktischer Seite hin Interesse entgegenbringen.

M. Koernicke.

Hirmer, Beiträge zur Morphologie der polyandrischen Blüten.

Flora. 1917. N. F. **10,** 140—192.

Hinsichtlich der Deutung der polyandrischen Blüten bestehen unter den Blütenmorphologen zwei gegensätzliche Richtungen. Die eine, die an die alte Theorie des Dédoublements von Moquin-Tandon anknüpft, geht von dem diplostemonen Diagramm aus und leitet davon erst sekundär die Polyandrie ab (Wettstein, Warming, Engler). Nach der anderen, die durch Goebel und Celakowsky vertreten wird, soll sich die Entwicklung gerade im umgekehrten Sinn vollzogen haben, das heißt, die einfachen Blütentypen sind durch immer weiter um sich greifende Reduktion polyandrischer Formen entstanden. Für diese letzte Auffassung trägt Verf. neues Beobachtungsmaterial zusammen. Untersucht wurden 12 Familien mit 50 Arten, die sich unter drei Typen einreihen lassen, den Papaveraceen-, Cistaceen- und Rosaceen-Typus. Auf Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden. Es sei nur erwähnt, daß sich innerhalb jedes Typus deutliche Reduktionsreihen nach-

weisen lassen. Daß wirklich Reduktion vorliegt, scheint aus den gleichzeitigen Rückbildungen in der übrigen Blütenregion hervorzugehen. Am Ausgangspunkte stehen Formen, bei denen die Staminalanlage ringsum gleichmäßig am Blütenboden erfolgt. Durch Beschränkung der Anlagen auf einige geförderte Partieen entstehen dann einzelne getrennte Primordien, innerhalb deren noch weitere Rückbildungen platzgreifen können. So werden einzelne Sektoren erst sekundär herausdifferenziert. Als Stütze für diese Auffassung dient die Tatsache, daß gerade die Polycarpicae mit ihren polyandrischen Blüten als der Ausgangspunkt für zahlreiche Dicotyledonengruppen betrachtet werden. Dies gilt z. B. von den uns hier interessierenden Rhoeadalen und Columniferinen. Auffällig ist ferner, daß unter den abgeleiteten Vertretern der Dicotylen, den Sympetalen, polyandrische Blüten völlig fehlen und daß bei den phylogenetisch jungen Monocotylen von einigen Ausnahmen (Vellosien, Butomeen) abgesehen dieselbe Erscheinung zu verzeichnen ist. Schwierigkeiten bieten bloß die zweifellos primitiven Ordnungen der Choripetalen mit ihren meist sehr niederen Antherenzahlen: Quercifloren, Inglandifloren, Salicifloren usw. Indes treten auch hier vereinzelt polyandrische Gattungen auf wie Iuglans, Castanea, Populus u. a. P. Stark.

Lakon, Über die Bedingungen der Heterophyllie bei Petroselinum sativum.

Flora. 1917. N. F. **10,** 34—51.

Die Arbeit des Verf.s beschäftigt sich mit der experimentellen Beeinflussung der Blattgestalt bei Petroselinum sativum. Die Petersilie zeichnet sich normalerweise durch ausgeprägte Heterophyllie aus. Die Blätter der einjährigen Pflanze sind 2—3fach gefiedert und besitzen ovale Fiederblättchen. Die zweijährige Pflanze entwickelt zunächst ebenfalls reichgeteilte Grundblätter mit oval-lanzettlichen Zipfeln, die dann allmählich nach oben in schmal dreigeteilte Blätter übergehen. Man begegnet nun schon in der freien Natur Individuen, bei denen sich im zweiten Jahr eine regellose Durchmischung des Primär- und Folgeblatttypus nachweisen läßt, die gewöhnlich mit unterdrückter Blütenbildung verknüpft ist. Verf. hat diese Abweichungen einer kausalen Analyse unterzogen. Er gelangte dabei zu denselben Ergebnissen wie Goebel für Campanula rotundifolia. Entscheidend ist das Verhältnis der Nährsalze zu den organischen Substanzen. Verschiebt man im zweiten Jahr durch Düngung, hohe Feuchtigkeit oder gedämpftes Licht das Gleichgewicht zugunsten der Nährsalze, dann erscheinen zwar noch die Über-

gangsblätter, daran schließen sich aber solche vom Primärtypus an, und die Blütenbildung ist eingeschränkt. Um die Folgeblätter vollständig auszuschalten, müssen die genannten Einflüsse schon im ersten Jahre wirken. Besonders auffallende Erfolge erzielte Verf. dann, wenn er die heranwachsenden Blätter der jugendlichen Pflanze fortdauernd entfernte. Dann konnte — offenbar durch Unterdrückung der Produktion der Assimilate — die Jugendform dauernd erhalten bleiben. Aus seinen Versuchen zieht Verf. den Schluß, daß der schrittweise Übergang von den Primär- zu den Folgeblättern durch die fortschreitende Zunahme der Assimilate im Verhältnis zu den Nährsalzen bedingt ist. Wo in der freien Natur — etwa durch besonderen Niederschlagsreichtum oder eingeschränkte Beleuchtung — der normale Gang gestört wird, da kann dann der Primärtypus entweder persistieren oder nachträglich wieder zum Durchbruch gelangen. In der gärtnerischen Kultur wird dieser Prozeß häufig durch künstliche Entblätterung gefördert. P. Stark.

Heinricher, E., Die erste Aufzucht einer Rafflesiacee, Cytinus Hypocystis L., aus Samen.

Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1917. **35,** 505—512.

In seinen Studien über phanerogame Schmarotzer hat Verf. einen weiteren Erfolg erzielt durch die erste gelungene Aufzucht von Cytinus Hypocystis aus Samen. Die staubkleinen Samen wurden mit Erde gemischt und Ende Juli auf die Wurzeln der Wirtspflanzen gebracht. Die Kulturtöpfe blieben im Sommer im Freiland und kamen im Winter in das Kalthaus. Als Nährpflanzen dienten etwa spannhohe Sämlingspflanzen verschiedener Cistus-Arten, von denen aber vorläufig nur Cistus populifolius positiven Erfolg gab. In einer Serie von sieben Töpfen traten bisher in zweien die Parasiten auf. Bei einer im zweiten Jahr nach der Besamung vorgenommenen Untersuchung des Wurzelwerks einer der Wirtspflanzen war äußerlich noch nichts von einer stattgehabten Infektion zu erkennen; erst im vierten Winter traten Infloreszenzen von Cytinus auf, von denen gute Photographien der Arbeit beigegeben sind. Durch Verf.s Aufzucht sind wir nicht nur an sich über die Möglichkeit der Kultur einer Rafflesiacee aus Samen — Kulturen von dem natürlichen Standorte zusammen mit der Wirtspflanze entnommenem Material hat Verf. schon länger — orientiert und über die Entwicklungsschnelle unterrichtet, sondern können auch hoffen, einen besseren Einblick in den ganzen Entwicklungsgang der Parasiten zu erlangen, als es bisher möglich war. R. Harder.

Dekker, J., Über die physiologische Bedeutung des Gerbstoffs.

8°. 60 S. 8 Tafeln. Rec. d. Trav. Bot. Néerlandais p. p. la soc. Bot. Néerlandaise. 1917. **14.**

Verf. hat an je einer nicht näher bestimmten Art von Ribes, Rhododendron, Rosa und Kentia die Verteilung des Gerbstoffs in Blättern, Stengeln, Knospen, Früchten und Wurzeln untersucht, soweit sie sich mit Kaliumbichromat oder 1 proz. Lösungen von Antipyrin, salzsaurem Chinin und Koffeïn erkennen läßt. Im allgemeinen stimmen die Ergebnisse mit dem früher über das Thema bekannt Gewordenen überein. Einige Versuche zeigen den ebenfalls bekannten fördernden Einfluß des Lichtes auf die Gerbstoffbildung im Blatt. Bei Ribes nimmt die betreffende Substanz im Blatt im Dunkeln ab. Daß der Verf. sich fast ganz auf die Beschreibung der Befunde beschränkt, war vielleicht durch die geringe Anzahl seiner Objekte geboten; wenigstens aber hätte er die vorhandene in Czapeks Biochemie zitierte Literatur, namentlich die Arbeiten von G. Kraus, E. Stahl, Büsgen und Reinitzer, vielleicht auch Heikertingers Polemik, heranziehen sollen. Der allgemeine Teil der Arbeit wäre dann wohl über kurze Andeutungen und Zusammenfassungen hinausgewachsen. Die Tafeln bringen Schnitte mit Kaliumbichromat behandelter Pflanzenteile zur Darstellung.

Büsgen.

Miles, Frank C., A Genetic and Cytological Study of Certain Types of Albinism in Maize.

Journ. of Genetics 1915. **4,** 193—214.

Gregory, R. P., On Variegation in Primula sinensis.

Ibid. 305—322.

Trow, A. H., On „Albinism" in Senecio vulgaris L.

Ibid. 1916. **6,** 65—74.

Ikeno, S., Studies on the Hybrids of Capsicum annuum. Part. II. On some Variegated Races.

Ibid. 201—230.

—, A note to my Paper on some Variegated Races of Capsicum annuum.

Ibid. 315—316.

Im Journal of Genetics sind während der Kriegszeit die oben aufgeführten Arbeiten über chlorotische Pflanzen erschienen. Zwei von ihnen (die von Miles und Trow) behandeln Vererbungsverhältnisse

von Albinismus, welche auf der Basis der Mendelschen Regel verständlich sind; die Ergebnisse der anderen Arbeiten schließen sich hingegen eng an die von Correns für Mirabilis jalapa albomaculata dargetane Form der Merkmalsübertragung an. Wir betrachten zuerst die Arbeiten von Miles und Trow und hiernach die von Gregory und Ikeno.

Wir kennen heute eine ganze Reihe von Fällen, in denen weiß- oder gelbbunte Rassen bei Bastardierung mit typisch grünen in F_2 nach einfachen Mendelschen Regeln aufspalten. Weiter liegen aber auch schon eine größere Anzahl von Untersuchungen vor, aus denen sich ergibt, daß die Vererbungsverhältnisse der Chromatophorenfarbstoffe komplexer Natur sind. Zu nennen sind in erster Linie die Arbeiten von Correns, Baur und Shull.

Miles beschreibt nun in der vorliegenden Abhandlung einen neuen solchen Fall beim Mais. Hier hatte Emerson eine Reihe verschiedener gelblicher, weißer und gestreifter Varietäten untersucht und jede für sich rezessiv gegenüber grün befunden. Mit diesen Varietäten nimmt nun Miles seine Bastardierungen vor. Er geht von zwei grünen Heterozygoten aus, von denen die eine gelegentlich gelbe, die andere weiße Nachkommen abgab. Er tut das in der Absicht, auf diese Weise das gegenseitige Verhalten der gelben und weißen Varietäten zu ergründen, welches wegen der geringen Lebensfähigkeit der gelben bzw. weißen Individuen nicht durch direkte Bastardierung klarzustellen war. Als Arbeitshypothese für diese Kreuzung benützt Miles folgende Annahme: Es sind wenigstens zwei Faktoren nötig, um normal grüne Farbe zu erhalten. Diese beiden Faktoren werden mit A und B bezeichnet. Der Faktor A ist in Abwesenheit von B nicht imstande, die Pflanze zum Ergrünen zu bringen — sie bleibt in Gegenwart von A allein ganz weiß —, ist aber B ohne A vorhanden, so kann die Pflanze nur gelb werden. Erst wenn A und B zusammentreffen, ergrünt die Pflanze. Die beiden zur Kreuzung benützten Heterozygoten hätten danach die Formeln: A A Bb (grün $\times$ weiß), Aa BB (grün $\times$ gelb), F_1 ist grün; die einzelnen F_1-Individuen haben aber die folgenden verschiedenen Erbformeln:

AA BB
AA Bb
Aa BB
Aa Bb.

In F_2 und späteren Generationen werden die AA BB-Pflanzen stets nur grüne Nachkommenschaft ergeben. AA Bb gibt in F_2 3 grün: 1 weiß, Aa BB 3 grün: 1 gelb; Aa Bb 9 grün: 3 gelb: 4 weiß. Hiernach kann weiß die folgenden Konstitutionen geben; aa bb, aA bb, Aa bb, AA bb.

Die Versuche erfüllten die Erwartung, indem wirklich in F_2 die vier Kategorien von Nachkommenschaften aus F_1-Pflanzen erzielt wurden. — Es wird natürlich nun eine Aufgabe für die Zukunft sein, die Milessche Formelgebung mit derjenigen Baurs und Shulls in Übereinstimmung zu bringen, was aber zurzeit noch nicht restlos möglich ist. Miles hat sodann noch begonnen Bastardierungsuntersuchungen von gestreiften und als »golden« bezeichneten Formen mit typisch grünen anzustellen: auch hat er Koppelungserscheinungen zwischen Faktoren für Aleuronfärbung und Chlorophyllfarbstoff wahrscheinlich gemacht. Diese Untersuchungen sind aber noch nicht abgeschlossen, so daß wir an dieser Stelle nicht näher auf sie eingehen wollen.

Dagegen konnte er die hybridologische Analyse aller Formen durch anatomische Untersuchung ergänzen. Es ließ sich zeigen, daß den weißen Pflanzen Chromatophoren ganz fehlen, während sie in den gelblich weißen spärlich, in den grünen in gewöhnlicher, reicher Menge ausgebildet sind. Bei den gestreiften Formen sind die Chlorophyllkörner nur teilweise in den Zellen der Blattunterseite vorhanden.

Von besonderem Interesse an Trows Untersuchungen ist der Befund zweier gleichsinniger Faktoren für Chlorophyllgrün allein, also nicht zugleich für gelb. Bei Kreuzung zweier Sippen von Senecio vulgaris — lanuginosus × praecox — entsteht eine F_2, in welcher grün zu weiß in Verhältnis 15 : 1 auftritt. Da in F_3 rein grüne Familien, solche mit grün und weiß im ungefähren Verhältnis 15 : 1 und andere im Verhältnis 3 : 1 entstehen, so ist die Erwartung bestätigt.

Die Zahlenverhältnisse dieser Kreuzungsergebnisse sind indessen nicht selten in interessanter Weise getrübt. Die Samen, welche die weiße Varietät ergeben, sind außerordentlich viel weniger lebensfähig, als die der grünen, sie verlieren ihre Keimfähigkeit erheblich früher. Während das Verhältnis grün : weiß bei frischen Samen noch ziemlich regelrecht 15 : 1 ist, wurde bei älteren Samen die weiße Varietät viel seltener gefunden, z. B. einmal auf 142 grüne. Diese Tatsache ist von großer Bedeutung. Stellen wir uns vor, wir hätten es mit Samen mit längerer Keimruhe zu tun und denken wir uns bei diesen die albinotischen ihre Keimfähigkeit früh einbüßend, so würden wir eventl. vom Vorhandensein albinotischer Sippen überhaupt nichts erfahren.

Die Kreuzung zwischen zwei anderen Sippen von Senecio vulgaris, multicaulis × erectus, führt Verf. noch zu einer weiteren interessanten Schlußfolgerung. Er findet sehr abweichende Zahlenverhältnisse auch bei Aussaat von Samen ein- und derselben Pflanze trotz vollkommener Keimfähigkeit der Samen. Er glaubt dafür die Erklärung darin finden zu sollen, daß Teilmutationen an einzelnen Pflanzen auftreten, wodurch

die verschiedenen Pflanzenteile verschiedene genotypische Veranlagung erhalten. »In the fimbriate mutant, whose selection led to the isolation of this particular strain, it was obvious that the mutant character in the first plant was confined to the upper portion of the plant — the lower branches appeared to be almost normal.« Diese Vorstellung nähert sich wohl der Auffassung, welche sich Correns von seinen variegata-Sippen gebildet hat.

Correns hatte dann bekanntlich weiterhin in seiner albomaculata-Sippe von Mirabilis Jalapa einen Fall festgestellt, wo die Panaschüre nur durch die Eizelle, nicht durch den Pollen übertragen wird. Auf Grund der durch mannigfache Beobachtungen gestützten Annahme, daß der männliche Kern nahezu ohne Plasma und ohne Chromatophoren in die Eizelle eintritt, während die Eizelle reichlich Plasma besitzt, schloß er aus dem eben mitgeteilten Versuchsresultat, daß die albomaculata-Eigenschaft nur durch das Plasma und nicht durch den Kern übertragen wird. Dieselbe Form der Übertragung nimmt Baur für Antirrhinum majus albomaculatum, Shull für Melandrium album chlorinomaculatum an. Schon Baur (1910/11, S. 99) wies aber darauf hin, daß jedenfalls auch bei Primula sinensis eine panaschierte Rasse vorkommt, welche ihr Merkmal durchaus nach dem albomaculata-Typus übertrage. Diese von Baur noch nicht näher studierte Rasse wird nun von Gregory eingehend untersucht. Es gelang Gregory bei seiner Versuchspflanze ganze rein gelbe Pflanzen bis zur Blühreife zu erziehen, während Correns, Baur und Shull bei ihren betreffenden Bastardierungen immer nur auf ebensolche Zweige angewiesen waren. Bei Kreuzung dieser reingelben Pflanzen mit grünen ergab sich auch hier, daß die albomaculata-Eigenschaft nur durch die Eizelle übertragen wird. Hatte aber Correns die Frage unentschieden gelassen, ob Plasma oder Chromatophoren die Überträger der Eigenschaft seien, so glaubt Gregory mit mehr Recht auf die Chromatophoren als alleinige Überträger schließen zu sollen. Gregory fand nämlich in den ganz jungen Blättern normale und chlorotische Chlorophyllkörner in denselben Zellen, wodurch ihm bewiesen erscheint, daß hier nicht das Plasma, sondern die Chloroplasten die Übertragung besorgen.

Die Vererbungsweise nun, welche Ikeno bei der Panaschüre von Capsicum-Rassen findet, schließt dieser Autor ebenfalls eng an die der albomaculata-Sippen an, wenngleich sehr erhebliche Differenzen vorhanden sind. Ikeno beobachtete in einer durch eine größere Anzahl von Generationen verfolgten reinen Linie von Capsicum zwei panaschierte Individuen, welche bei Selbstbefruchtung immer nur wieder panaschierte Individuen hervorbrachten, niemals ganz weiße oder rein grüne, wie das in den übrigen albomaculata-Rassen der Fall war. Die

Panaschüre trat indessen in recht verschiedener Stärke, von einzelnen schwach gelbgefleckten Blättern bis zu allgemein ausgeprägter Panaschüre auf. In F_2 kam es nicht zu Aufspaltung nach Mendelschen Zahlen; vielmehr gilt ganz allgemein die Regel, ob es sich nun um die Nachkommenschaft einzelner verschieden intensiv panaschierter Äste derselben Pflanze, um verschieden intensiv panaschierte Pflanzen oder Generationen handelt, daß die Panaschüre um so stärker ist, je stärker sie in dem die Geschlechtszellen liefernden Pflanzenteil oder der betreffenden Pflanze ausgeprägt war. Durch wiederholte Bestäubung mit sehr schwach panaschierten Pflanzen kann die Panaschüre auch sehr stark Panaschierter erheblich abgeschwächt, aber — soweit die Versuche des Verf.s reichen, nie bis zum Verschwinden gebracht werden, so daß etwa rein grüne Pflanzen entständen. Im Gegensatz zu den übrigen albomaculata Sippen wird weiterhin die Panaschüre durch weibliche und männliche Geschlechtszellen in gleicher Weise vererbt. Dennoch nimmt Ikeno auf Grund der oben angeführten Beobachtungen an, daß auch bei Capsicum die Panaschüre nicht durch den Kern, sondern außerhalb des Kerns durch die Chromatophoren übertragen wird. Er glaubt im Gegensatz zu Correns, daß Chromatophoren, vielleicht als Chondriosomen, von männlicher Seite in die Eizelle überführt werden und daß auf diese Weise die Merkmalsübertragung zustande kommt. Bewiesen konnte diese Hypothese aber noch nicht werden.

E. Lehmann.

Becher, E., Die fremddienliche Zweckmäßigkeit der Pflanzengallen und die Hypothese eines überindividuellen Seelischen. Leipzig, Veit u. Co. 1917.

Die Naturphilosophie hat sich bisher im wesentlichen nur mit den teleologischen Erklärungsversuchen derjenigen Gestaltungsprozesse der Organismen beschäftigt, welche sich für diese selbst oder ihre Nachkommenschaft als zweckmäßig erkennen lassen. Sie werden hier als selbst- und artdienlich bezeichnet. Die oft hochdifferenzierten Gallbildungen der Pflanze sind Gestaltungsprozesse, welche vermutlich ausschließlich dem Nutzen des gallbewohnenden Parasiten dienen. Es wird versucht, diese, hier als fremddienlich bezeichnete, organische Zweckmäßigkeit den allgemeinen biologischen Teleologieproblemen nutzbar zu machen. Hauptsächlich an der Hand von Küsters »Gallen der Pflanzen« werden zahlreiche Beispiele solcher für den Parasiten nützlichen Formbildungen erläutert. Diese vielgestaltigen Anpassungen lassen es als fast undenkbar erscheinen, daß durch den Einfluß des Parasiten nur schon in der Pflanze vorhandene Bildungspotenzen erweckt werden, jedenfalls

aber vereinigen sie sich oft zu völlig neuartigen gesetzmäßigen Organbildungen, welche im Entwicklungsgang der Pflanze nicht vorgesehen sind. Daher ist die Annahme abzulehnen, als könnten die bisher hierfür in Anspruch genommenen von dem Parasiten ausgehenden Einflüsse wie Wundreizung, Ernährungsstörungen, osmotische Reize und besonders spezifische Giftstoffe neuartige Organe hervorrufen. Eine neue Hypothese zur Ätiologie der Gallbildungen wird in Anlehnung an die sogenannte psycho-lamarkistische Erklärungsweise der selbst- und artdienlichen Zweckmäßigkeiten gegeben. Diese sind als die im individuellen Leben erworbenen fixierten erblichen Ergebnisse der Versuchs-Irrtumsmethode aufzufassen, indem die Pflanze die Förderung oder Hemmung ihrer Lebensbedingungen lustvoll oder schmerzvoll verspürt. In gleicher Weise mögen nun »die von dem Parasiten ausgehenden Einflüsse die Wirtspflanze zu Probierreaktionen auch tastenden Gestaltungsversuchen anregen, und wenn dabei etwas herauskommt, das dem Wohle des Parasiten dient, so wird dies von der Wirtspflanze lustvoll verspürt, und der betreffende Gestaltungsprozeß wird darum festgehalten, fortgeführt, gesteigert und bei neuer Gelegenheit wiederholt.« — Aus den so erschlossenen altruistischen Regungen der seelischen Faktoren der Wirtspflanze für den Parasiten, wird Verf. dazu geführt, an ein überindividuelles Seelisches zu glauben, dessen Ausstrahlungen in gleicher Weise Wirtspflanze und Parasit und somit die ganze organische Welt durchdringen. —

So seltsam solche Gedankengänge den Naturforscher anmuten mögen, so läßt sich nicht leugnen, daß sie, wie es bei der Stellung des Verf.s in der philosophischen Wissenschaft auch nicht anders zu erwarten ist, vom Standpunkt des Naturphilosophen folgerichtig entwickelt sind, dessen Recht und Pflicht es ist, die Ergebnisse der naturwissenschaftlichen Forschung zu einem allgemeinen Weltbild zusammenzufügen. — Dies zugegeben, muß gefragt werden, ob die vom Verf. angezogenen naturwissenschaftlichen Forschungsergebnisse als einwandsfrei anzusehen sind.

Auch dem Referenten war es nicht entgangen, welche Folgerungen sich für die allgemeine Auffassung pflanzlicher Formbildung ergeben, wenn wirklich die Bildung so hochkomplizierter weitgehend angepaßter Gallen wie z. B. die der Cynipiden durch die Wirkung spezifischer Giftstoffe, Wuchsenzyme oder dergl. hervorgerufen würde. Er hat sich der undankbaren Aufgabe unterzogen, in langwieriger Kleinarbeit den Nachweis zu führen, daß keinerlei Beweise für eine Hervorrufung komplizierter Gallbildungen durch spezifische Giftstoffe vorhanden sind, und daß diese Hypothese sogar recht unwahrscheinlich ist[1].

[1]) W. Magnus, Die Entstehung der Pflanzengallen. Jena, G. Fischer. 1914 ist Becher unbekannt geblieben.

Die innigen räumlichen Beziehungen zwischen Tier- und Pflanzenzellen lassen vielmehr darauf schließen, daß die Möglichkeit für eine Beeinflussung der Wirtspflanze durch den Parasiten durch alle diejenigen Reize gegeben ist, welche von lebenden Zellen ausgehen können. Alle Beobachtungstatsachen weisen darauf hin, daß für die Organbildung der Gallen eine gleichgeartete ständige Wechselwirkung lebender Zellen, hier zwischen Tier- und Pflanzenzellen, notwendig ist, wie bei der normalen Formbildung der Pflanzenorgane. Die hochentwickelten Gallbildungen sind nach dieser Auffassung also nicht die Folge der Einwirkung spezifischer Giftstoffe, keine »Chemomorphosen«, sondern kommen unter dem fortwirkenden Einfluß der lebenden Zellen des Parasiten zustande, sind Biomorphosen: Welcher Natur diese Wechselwirkungen zwischen lebenden Zellen im einzelnen sind, ist auch für die normale Formbildung unbekannt. Vom mechanistisch-naturwissenschaftlichen Standpunkt wird letzten Endes nur an stoffliche, oder was dasselbe sagt, »chemische« Einflüsse gedacht werden können.

Aber auch vom »psycho-lamarkistischen« Standpunkt dürfte unter Zugrundelegung dieser mit den vom Verf. benutzten, nicht übereinstimmenden Beobachtungstatsachen, die Hypothese eines »überindividuellen Seelischen« unnötig sein. Bei der ständigen Wechselwirkung zwischen den lebenden beseelten Zellen kann an eine dem Parasiten zweckmäßige Leitung des Pflanzenseelischen gedacht werden, etwa durch eine Irreführung des Lustgefühls, wie sie ja auch sonst für pathologische Organbildungen angenommen werden müßte.

Die Bedeutung des Becherschen Buches für die Botanik dürfte somit auf der negativen Seite zu suchen sein; im konsequenten Fortdenken der Hypothese der spezifischen gallbildenden Stoffe wird sie ad absurdum geführt. Es ist kaum zu befürchten, daß, wie Küster in einer Besprechung[1] sagt, »das Buch auch mittelbar nicht zur Forschung anregt, vielmehr sogar auf einen vorzeitigen Verzicht auf erneute Inangriffnahme des Problems verführen kann.« Es ist im Gegenteil zu hoffen, daß es Mitarbeiter zu notwendigem weiteren Ausbau der naturwissenschaftlichen Beobachtungstatsachen in der Gall-Ätiologie herbeiziehen wird.

W. Magnus.

Giesenhagen, K., Entwicklungsgeschichte einer Milbengalle an Nephrolepis biserrata Schott.

Jahrb. f. wiss. Bot. 1917. **58,** 66.

Die Arbeit bringt neue Beiträge zur Kenntnis der an Farnen auftretenden Gallen, indem sie ein von van Leeuwen-Reynvaan be-

[1] »Naturwissenschaften«. 1917.

reits behandeltes javanisches Akarozezidium anatomisch und entwicklungsgeschichtlich behandelt, und verwertet die Befunde eingehender mikroskopischer Untersuchung zu allgemeinen Erörterungen über Zellenteilung und Zezidogenese. — Die Gallen haben die Gestalt kugliger rezeptakelförmiger Täschchen, deren Form und Symmetrieverhältnisse verschieden sind je nach der Lage der Galle am Blattrand oder in einigem Abstand von diesem. Die unter den Einfluß des Zezidozoons geratenden Epidermiszellen des Wirtsorgans sterben ab, die Grundgewebszellen teilen sich wiederholt in gleicher Richtung. Für die Entstehung der Galle ist nach Verf. nicht ein vom Gallentier ausgehender spezifischer morphogener Reiz verantwortlich zu machen, vielmehr steht sie, entwicklungsmechanisch betrachtet, den vom Ref. als Traumatomorphosen zusammengestellten Gallenbildungen nahe.

Die in gleicher Richtung erfolgenden Teilungen der vom Gallenreiz betroffenen Zellen veranlassen den Verf., auf seine Lehre von der Polarität des Zellkernes mit einigen die Angaben anderer Forscher richtigstellenden Worten zurückzukommen.

Der vom Verf. dem javanischen Zezidozoon gegebene Name Eriophyes Nalepai ist insofern nicht glücklich gewählt, als diesen Namen seit 1890 schon ein europäisches von Fockeu entdecktes Tier trägt.

Küster.

Neue Literatur.

Allgemeines.

Oehlkers, F., Beitrag zur Geschichte und Kritik des Lamarckismus in der Botanik. Diss. München. *1917.* 77 S.

Zelle.

Baumgärtel, O., s. unter Physiologie.

Gewebe.

Gertz, O., Untersuchungen über septierte Thyllen. (Lunds Univers. Åsskrift. N. F. Avd. 2, **12**, Nr. 12, 45 S.)

Jaccard, P., Anatomische Struktur des Zug- und Druckholzes bei wagerechten Ästen von Laubhölzern. (Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich. *1916.* **66,** 303—319.)

Physiologie.

Baumgärtel, O., Die Farbstoffzellen von Ricinus communis L. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. *1917*. **35**, 603—611.)

Berczeller, L., Zur physikalischen Chemie der Zellmembranen. (Biochem. Zeitschr. *1917*. **84**, 59—75.)

—, und **Fodor, E.**, Über die Wirkung von oxydierenden und reduzierenden Substanzen auf die Diastasen. (Ebenda. 42—50.)

—, und **Szegö, E.**, Die Autooxydation der Zuckerarten. (Ebenda. 1—42.)

Bokorny, Th., Aufzucht von Hefe bei Luftzutritt unter Anwendung von Harnstoff als N-Quelle und von verschiedenen C-Quellen. Zuckerassimilationsquotient. (Ebenda. *1917*. **83**, 133—165.)

Buchner, E., und **Reichle, F.**, Auswaschen von Invertase und Maltase aus Azeton-Dauerhefe. (Ebenda. 1—6.)

Düggeli, M., Beitrag zur Frage über die Bedeutung der freilebenden Stickstoff fixierenden Bodenbakterien für die Ernährung der höheren Pflanzen. (Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich. *1917*. **66**, 394—423.)

Euler, H., Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung und Bildung der Enzyme. Über die Änderung des Enzymgehaltes in Kefirkörnern und in Bakterium lactis acidi. Nach Versuchen von E. Griese. (Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. *1917*. **100**, 59—69.)

—, Über die alkoholische Gärung bei verschiedenen OH-Konzentrationen. Nach Versuchen von K. Haldin. (Ebenda. 69—74.)

—, **Svanberg, O.**, **Hallberg, G.**, und **Brandting**, Zur Kenntnis der Zymophosphatbildung bei der alkoholischen Gärung. (Ebenda. 203—209.)

—, und **Svanberg, O.**, Über die Einwirkung von Natriumphosphat auf die Milchsäuregärung. (Ebenda. 148—159.)

Gertz, O., Über die vorübergehende Rotfärbung einiger Blätter mit Salpetersäure bei der Xanthoproteinprobe. (Biochem. Zeitschr. *1917*. **83**, 129—132.)

Heilbronn, A., »Lichtabfall oder Lichtrichtung als Ursache der heliotropischen Reizung?« (Ber. d. deutsch. bot. Ges. *1917*. **35**, 641—642.)

Hirsch, P., Die Einwirkung von Mikroorganismen auf die Eiweißkörper. »Die Biochemie in Einzeldarstellungen.« Berlin, Gebr. Borntraeger. *1918*.

Kühn, C., Die Ruheperiode der Holzgewächse. (Naturwiss. Wochenschr. *1918*. N. F. **17**, 6—7.)

Küster, E., Ursachen und Symptome der Unterernährung bei den Pflanzen. (Die Naturwissenschaften. *1917*. **5**, 665—669.)

Linsbauer, K., Über regenerative Mißbildungen an Blüten-Köpfchen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. *1917*. **35**, 620—627.)

Meyer, A., Das während des Assimilationsprozesses in den Chloroplasten entstehende Sekret. (Ebenda. 586—591.)

Meyerhof, O., Untersuchungen zur Atmung getöteter Zellen. I. Mitteilung. Die Wirkung des Methylenblaus auf die Atmung lebender und getöteter Staphylokokken nebst Bemerkungen über den Einfluß des Milieus, der Blausäure und Narkose. (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. *1917*. **169**, 87—122.)

Molisch, H., Pflanzenphysiologie. Berlin, G. Teubner. »Aus Natur u. Geisterwelt«. *1917*. **569**, 102 S.

Neuburg, C., **Färber, E.**, **Levite, A.**, und **Schwenk, E.**, Über die Hexosediphosphorsäure, ihre Zusammensetzung und die Frage ihrer Rolle bei der alkoholischen Gärung, sowie über das Verhalten der Dreikohlenstoffzucker zu Hefen. (Biochem. Zeitschr. *1917*. **83**, 244—268.)

Pauletig, M., Untersuchungen über die Verdaulichkeit der Stärke verschiedener pflanzlicher Futtermittel durch Malz-, Pankreas- und Speicheldiastase (Hoppe-Seylers Zeitschr. f physiol. Chemie. *1917*. **100**, 74—93.)

Rikli, M., s. unter Pflanzengeographie.

Tröndle, A., Über die ersten Stadien der geotropischen Krümmung. (Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich. *1917*. **66**, 371—378.)

Vries, H. de, Keimungsversuch mit Nachtkerzensamen. (Die Naturwissenschaften *1917.* **5,** 725—730.)

Weinhagen, A. B., Beiträge zur Kenntnis einiger pflanzlicher und tierischer Fette und Wachsarten. I. Mitt. Über das Fett der Reiskleie. (Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chemie. *1917.* **100,** 159—167.)

Willstätter, R., und Stoll, A., Über die Baeyersche Assimilationshypothese (Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. 2. vorläufige Mitteilung). (Ber. d. deutsch. chem. Ges. *1917.* **50,** 1777—1791.)

—, Über das Verhalten des kolloiden Chlorophylls gegen Kohlensäure. (Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. 3. vorläufige Mitteilung.) (Ebenda. 1791—1801.)

Wimmer, C., Ein neuer krystallisierter Inhaltsstoff in den unterirdischen Organen von Geranium pratense L. und seine Verbreitung innerhalb der Familie der Geraniaceen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. **35,** 591—603.)

Fortpflanzung und Vererbung.

Almquist. E., Linnés Vererbungsforschungen. (Bot. Jahrb. (Engler.) *1917.* **55,** 1—18.)

Lehmann, E., Vererbungsversuche mit Veronica syriaca Roem. et Schultes. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. *1917.* **35,** 611—620.)

Tischler, G., Neuere Arbeiten über den Generationswechsel im Pflanzenreich (Zeitschr. f. Bot. *1917.* **9,** 577—586.)

Vries, H. de, s. unter Physiologie.

Ökologie.

Kinzel, W., Teleologie der Wirkungen von Frost, Dunkelheit und Licht auf die Keimung der Samen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. *1917.* **35,** 581—586.)

Rikli, M., s. unter Pflanzengeographie.

Schmid, E., Über die Fortpflanzungsverhältnisse tropischer Parasiten und Saprophyten. (Die Naturwissenschaften. *1917.* **5,** 605—610, 634—637.)

Algen.

Kuckuck, P., Über Zwerggenerationen bei Pogotrichum und über die Fortpflanzung von Laminaria. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. *1917.* **35,** 557—578.)

Schröder, B., Beiträge zur Kenntnis des Phytoplanktons aus dem Kochel- und dem Walchensee in Bayern. (Ebenda. 542—555.)

Bakterien.

Düggeli, M., s. unter Physiologie.

Hirsch, P., s. unter Physiologie.

Pilze.

Baumgärtel, O., Konidiosporenbildung bei Microchaete calothrichoides Hg. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. *1917.* **35,** 537—543.)

Bokorny, Th., s. unter Physiologie.

Höhnel, F. von, Über die Benennung, Stellung und Nebenfruchtformen von Sphaerella Fries. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. *1917.* **35,** 627—631.)

—, System der Diaporthen. (Ebenda. 631—638.)

Neuberg. C., Färber, E., Levite, A., und Schwenk, E., s. unter Physiologie.

Schellenberg, H. C., Zur Kenntnis der Entwicklungsverhältnisse von Mycosphaerella Fragariae (Tul.) Lindau. (Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich. *1917.* **66,** 383—394.)

Wegelin. H., Trüffeln im Thurgau. (Mitt. d. thurgauischen naturf. Ges. *1917.* **22,** 118—119.)

Moose.

Fleischer, M., Die Laubmoose Papuasiens I. (Bot. Jahrb. (Engler). *1917*. **55**, 19—37.)

Angiospermen.

Brandstetter, R., s. unter Pflanzengeographie.
Diels, L., Über die Gattung Himantandra, ihre Verbreitung und ihre systematische Stellung. (Bot. Jahrb. (Engler). *1917*. **55**, 126—134.)
Schulz, A., Über das Nektarium von Caltha palustris. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. *1917*. **35**, 555—557.)
—, Über die Nacktgerste bei griechischen Schriftstellern des Altertums. (Ebenda. 638—641.)
Wegelin, H., Die großblättrige Agave (Furcraea macrophylla Hooker fil.). (Mitt. d. thurgauischen naturf. Ges. *1917*. **22**, 72—77.)
Wimmer, C., s. unter Physiologie.
Zimmermann, W., Ophrys Fuchsii × araneifera. (Ber. d. bayr. bot. Ges. *1917*. **16**, S. 86.)

Pflanzengeographie. Floristik.

André, E., Sur un phénomène d'embâcle végétale dans les Alpes vaudoises. (Bull. de la soc. vaudoise d. sc. nat. *1917*. **51**, 301—305.)
Bitter, G., Die papuasischen Arten von Solanum. (Bot. Jahrb. (Engler). *1917*. **55**, 59—113.)
Brandstetter, R., Die Hirse im Kanton Luzern. (Geschichtsfreund. *1917*. **72**, 71—109.)
Braun-Blanquet, J., Die xerothermen Pflanzenkolonien der Föhrenregion Graubündens. (Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich. *1917*. **66**, 275—286.)
Diels, L., Neue Campanulaceen von Papuasien. (Bot. Jahrb. [Engler.] *1917*. **55**, 121—125.)
Foerster, H., Bäume in Berg und Mark, sowie einigen angrenzenden Landesteilen. Aufgemacht, gemessen und verzeichnet. Berlin, Borntraeger. *1917*.
Fuchs, A., Lechtaler Ophrys (Fortsetzung.). (Ber. d. bayer. bot. Ges. *1917*. **16**, 76—86.)
Ginzberger, A., Gebiet des Monte Maggiore (Učka gora) bei Abbazia in Istrien. (Vegetationsbilder [Karsten und Schenck] 13. Reihe. *1917*. Heft 5 und 6.)
Harms, H., Neue Arten der Leguminosae-Mimosoideae und Caesalpinoideae aus Papuasien. (Bot. Jahrb. [Engler.] *1917*. **55**, 38—58.)
Lauterbach, C., Beiträge zur Flora von Papuasien VI. (Ebenda. 19—144.)
Lindau, G., Neue Acanthaceae Papuasiens I. (Ebenda. 135—136.)
Pehr, F., Floristisches vom Zirnigkogel im Granitztale (Carinthia II. Mitt. d. Ver. »Naturhist. Landesmus. f. Kärnten«. *1917*. **106—107**, 11—19.)
Poeverlein, H., Die Literatur über Bayerns floristische, pflanzengeographische und phänologische Verhältnisse. (Ber. d. bayr. bot. Ges. *1917*. **16**, 87—92.)
Rikli, M., Die den 80. ⁰ erreichenden oder überschreitenden Gefäßpflanzen. (Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich. *1917*. **66**, 169—194.)
Schlechter, R., Die Balsaminaceae Papuasiens. (Bot. Jahrb. [Engler.] *1917*. **55**, 114—120.)
—, Die Ericaceen von Deutsch-Neu-Guinea. (Ebenda. 137—144.)
Thellung, A., s. unter Teratologie.
Vollmann, F., Neue Beobachtungen über die Phanerogamen- und Gefäßkrypto gamenflora in Bayern. (Ber. d. bayer. bot. Ges. *1917*. **16**, 22—76.)
Wilczek, E., Contribution à la connaissance de la flore suisse. (Bull. de la soc. vaudoise d. sc. nat. *1917*. **51**, 321—335.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

Bendl, W. E., Eine merkwürdige Wundheilung bei der gemeinen Föhre (Pinus silvestris L.). (Caranthia II Mitt. d. Ver. »Naturhist. Landesmus. f. Kärnten«. *1917*. **106—107,** 26—27.)

Eckstein, G., Die Schädlinge im Tier- und Pflanzenreich und ihre Bekämpfung. Berlin, G. Teubner. »Aus Natur- und Geisteswelt«. *1917*. 3. Aufl. **18,** 114 S.

Küster, E., s. unter Physiologie.

Linsbauer, K., s. unter Physiologie.

Sabidussi, H., Weiße Heidelbeeren. (Carinthia II. Mitt. d. Ver. »Naturhist. Landesmus. f. Kärnten«, *1917*. **106—107,** 24—26.)

Thellung, A., Stratiobotanik. (Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich. *1917*. **66,** 327—336.)

Angewandte Botanik.

Brockmann-Jerosch, A., Die ältesten Nutz- und Kulturpflanzen. (Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich. *1917*. **66,** 80—103.)

Düggeli, M., s. unter Physiologie.

Lange, F., Landwirtschaftlich-statistischer Atlas. In 105 (farb.) Karten (je 47,5 × 66 cm) u. e. Einleit. Nebst e. Geleitw. v. E. Wohltmann (XIII S.) 50 × 36,5 cm. *1917*. Berlin, Dietr. Reimer.

Leisi, E., Die thurgauischen Parkbäume und Ziersträucher. (Mitt. d. thurgauischen naturf. Ges. *1917*. **22,** 3—71.)

Loewi, O., Über den Zusammenhang zwischen Digitalis- und Kalziumwirkung. (Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmokol. *1917*. **82,** 131—159.)

Pauletig, M., s. unter Physiologie.

Verschiedenes.

Engler, A., Karl Wilhelm von Nägeli. (Intern. Monatsschr. f. Wiss., Kunst u. Technik. *1917*. **12,** 63—84.)

Fiedler, E., »Für Pilzsucher«. Volkstümliche Reime zur Erkennung der eßbaren und giftigen Pilze. Selbstverlag. *1917*. 24 S.

Personal-Nachricht.

Am 4. Februar verschied in Wien Regierungsrat Prof. Dr. Hanaschek, Mitglied des k. k. Patentamtes.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.

Über den Wert der von der Croneschen Nährlösung.

Von

M. Appel.

In seiner Dissertation, betitelt »Ergebnisse von Untersuchungen über die Wirkung der Phosphorsäure auf die höhere Pflanze und eine neue Nährlösung« beschreibt von der Crone[1] die ausgezeichneten allen übrigen überlegenen Eigenschaften der von ihm angegebenen Nährlösung.

Die Arbeiten von der Crones, welche unter der Leitung von F. Noll ausgeführt wurden, waren mir, als Schülerin Nolls, aus eigener Anschauung bekannt.

Die Ergebnisse seiner Arbeit wurden durch Jahr für Jahr im Botanischen Institut der Bonner Landwirtschaftlichen Akademie wiederholte Versuche stets bestätigt. Auch Detmer erwähnt, daß die Resultate, der auf seine Veranlassung, von Schleichert[2] angeführten Versuche, ganz und gar zugunsten der von der Croneschen Lösung, nicht der älteren Lösungen sprechen.

Eine befriedigende Theorie seiner Lösung ist von der Crone deshalb nicht gelungen, weil er übersah, daß nur die aufgelösten Salze für die Pflanzen in Betracht kommen, während die Menge des Bodenkörpers für das in der Lösung herrschende Gleichgewicht belanglos ist.

Einige Jahre später teilte nun Benecke[3] eine brauchbare Theorie der Nährlösung mit, aber er kam bei seinen ver-

[1]) Inaug. Diss. Bonn 1904.

[2]) Detmer; Das kleine Pflanzenphysiologische Praktikum 1909, 3. Aufl. p. 8.

[3]) Zeitschr. f. Bot. 1909. **1,** 235.

gleichenden Studien über die Verwendbarkeit der von der Croneschen und der Pfefferschen Nährlösung zu Ergebnissen, die mit den von der Croneschen durchaus nicht übereinstimmten.

Die Anforderungen, die nach von der Crones Untersuchungen an eine gute Nährlösung gestellt werden müssen, sind folgende:

I. Die Lösung muß neutral oder schwach alkalisch sein, weil sich in sauren Lösungen die Wurzeln nur schwach entwickeln.

II. Die Lösung muß reichliche Mengen Eisen enthalten, weil sonst die Pflanzen chlorotisch werden.

III. Die Lösung muß genügende Mengen Phosphationen enthalten.

Diese drei Forderungen sind schwierig zu erfüllen. Eisenphosphat ist in Wasser sehr schwer löslich, so daß man als leichtest lösliches das Ferrophosphat verwenden muß, das sich in kohlensäurehaltigem Wasser etwa zwölfmal so leicht löst wie das Ferriphosphat[1]. Reicht die Phosphationenmenge des Eisensalzes nicht aus, was unter Umständen eintreten kann, so muß ein anderes Phosphat hinzugesetzt werden.

Fügt man aber zu der Ferrophosphatlösung lösliche Phosphate hinzu, so wird, da man auf diese Weise reichliche Mengen Phosphationen in die Lösung hineinbringt, die Löslichkeit des Ferrophosphats stark verringert. Beim Hinzufügen von 0,05% sekundärem Kaliumphosphat sinkt sie z. B. auf etwa 1% herab. Lösliche Phosphate sind also zu vermeiden, weil sie die Auflösung des Eisenphosphates so stark vermindern, daß Eisenhunger und Chlorose in den Pflanzen erzeugt werden.

Man ist also gezwungen, ein schwerlösliches Phosphat zu wählen. Die Löslichkeit des sekundären Calciumphosphats ist sogar noch so groß, daß dieses bei sehr eisenliebenden Pflanzen Chlorose hervorbringen kann, während das tertiäre Calciumphosphat alle Bedingungen erfüllt.

Die von der Cronesche Nährlösung ist also die beste,

[1]) Dammer: Handb. d. anorg. Chemie. 1893. **3**, 346 u. 348.

weil sie nicht sauer ist, und weil sie die unter diesen Bedingungen größtmögliche Menge von Eisen in Gestalt von Ferrophosphat gelöst enthält. Von der Crone ist nicht auf Grund dieser Überlegungen, sondern rein empirisch zu seiner Lösung gelangt. Da aber seine Versuchsergebnisse mit den Forderungen dieser Theorie völlig übereinstimmen, während Benecke bei seinen Kulturversuchen zu anderen Resultaten kam, so sah ich mich veranlaßt, eine erneute, auf besonders breiter Basis angelegte Prüfung der Frage vorzunehmen.

Die Versuche, welche ich drei Jahre lang durchführte, und über die ich hier in Kürze berichten möchte, wurden mit Zea Mays, Handelssorte praecox, vorgenommen, derselben Maissorte, welche Benecke benutzte (Herkunft: Bot. Institut der Universität Kiel), ferner mit Polygonum Fagopyrum esculentum ausgeführt. Zunächst einiges über die Versuchsanstellung.

Ich lege Wert darauf, die angewandte Methode etwas genauer zu beschreiben als vielleicht von mancher Seite für nötig erachtet wird. Denn da es sich um die Entscheidung einer prinzipiellen Frage handelt, kann die genaue Angabe der Methode für Nachprüfende von entscheidendem Werte sein. Die Samen wurden 24 Stunden in destilliertem Wasser eingeweicht; dann entwickelten sich die Keimlinge weiter 3 bis 5 Tage lang auf Tontellern (oder in Porzellanschalen mit feuchtem Filtrierpapier), die mit Glasscheiben überdeckt waren. Hatten die Wurzeln die Länge von 1—3 cm erreicht, so wurden die Keimlinge in die Nährlösung eingesetzt; (sehr wichtig ist, daß die Wurzelhaare ganz unversehrt bleiben). Das angewandte Wasser war stets reines destilliertes Wasser und wurde jedesmal auf Kupfer geprüft.

Als Kulturgefäße dienten Behälter aus farblosem Glas mit $2\,^1/_2$ Liter Flüssigkeit per Pflanze (von der Crone züchtete meist 4 Pflanzen in $^1/_4$ Liter Lösung aus Sparsamkeitsrücksichten. Eine große Anzahl wurde jedoch von ihm in 1 Liter Lösung fassenden Gefäßen gezüchtet und Kulturen, die eine längere Vegetationsdauer verlangten, wurden in Glasbehältern von mehreren Litern Inhalt erzogen).

Die Nährsalzmischung wurde auf 1 Liter Wasser berechnet.

Zur Befestigung der Pflanzen dienten mit Paraffin überzogene Korkplatten und zum Aufrechthalten der Sproße in diese eingesteckte Holz- oder Glasstäbe. Sämtliche Gläser waren mit lichtschützenden Hüllen umgeben.

Das Niveau der Nährlösung wurde bei starker Transpiration täglich durch Auffüllen mit destilliertem Wasser auf gleichem Stand gehalten.

Die verwendeten Chemikalien waren von Kahlbaum-Berlin bezogen und erwiesen sich als chemisch rein.

Die Nährlösung wurde im Jahre 1909 bis November 3 mal erneuert. 1910 wurden die Versuche zu verschiedenen Zeiten begonnen: im März und Mai. Bei der Märzgeneration erfolgte ein zweimaliges Erneuern der Nährlösung (nach je 8 Wochen) bei der Maigeneration nur Ende Juni.

Versuche mit von der Cronescher Lösung, bei welchen das tertiäre Calciumphosphat weggelassen wurde, geben mit Mais ebenso günstige Ergebnisse wie mit solchem: kräftige, dunkelgrüne Blätter[1], männliche und weibliche Blüten, schön entwickeltes Wurzelsystem.

Die in dem Eisensalz vorhandene Menge Phosphationen scheint also für die Maispflanze auszureichen.

Ein Hauptunterschied der Maiskulturen nach von der Crone und Pfeffer bestand darin, daß die Pfefferschen allerdings zum Blühen kamen, aber nur stecknadelkopfgroße Samenansätze brachten; die von der Croneschen aber reife Kolben mit keimungsfähigen Körnern ergaben. Die Blätter in Pfefferscher Lösung blieben während der ganzen Versuchsdauer chlorotisch. Anfangs wuchsen sie rascher, wurden aber von den von der Cronesschen, welche von Anfang bis Ende des Versuches kräftige, dunkelgrüne Blätter aufwiesen, nach einiger Zeit überholt. Samen eines Kolbens (der 4,21 g wog), wurden im Frühjahr 1910 in von der Cronesche Lösung eingesetzt. Es entwuchsen daraus Pflanzen von 60 cm Sproßhöhe mit je 8 dunkelgrünen Blättern, männlichen und weiblichen Blüten, rein weißen 45 cm langen Wurzeln mit zahlreichen Nebenwurzeln. Während der Vegetationsperiode wurden an allen Pflanzen Messungen regelmäßig vorgenommen:

[1]) Blaugrüne Blätter erhielt ich (Appel) bei dieser Maissorte nicht.

Durchschnitt 1909

von der Crone (mit tert- Calciumphosphat)	von der Crone (ohne tert. Calciumphosphat)	Pfeffer
Wurzel: 49 cm	64 cm	47 cm
Sproß: 78 „	58 „	34 „

Durchschnitt 1910

Wurzel: 35 cm		37 cm
Längssproß: 52 „		42 „
Längst. Blatt: 54 „	--	45 „

Einzelmessungen 1909

Wurzeln

43—52—56—45—50—47 cm	62—58—80—65—60—59 cm	18—45—70—51—54 cm

Sproße

100—76—40—116—75—63 cm	72—84—55—40—44—51 cm	18—42—52—31—38 cm

Einzelmessungen 1910

Wurzeln

25—40—32—40—36—40—17—47 cm	28—34—33—40—53 cm

Sproße

38—51—56—44—38—46—80—60 cm	30—41—50—23—67 cm

Längste Blätter

? —58—48—52—58—58— ? —49 cm	55—51—34—38—48 cm

Die nachfolgenden Gewichtsangaben für Sprosse, Wurzeln und Blätter beziehen sich auf bei 100 C. getrocknetes Material. Vor dem Trocknen wurden die Wurzeln in Leitungswasser ausgewaschen und mit destilliertem Wasser nachgespült.

Durchschnitts-Trockengewicht 1909

von der Crone (mit tert. Calciumphosph.)	von der Crone (ohne tert. Calciumphosph.)	Pfeffer
Wurzel: 1,1416 g	1,416 g	0,312 g
Sproß: 2,6183 g	2,235 g	0,36 g
Blätter: 2,943 g	2,828 g	1,292 g

Durchschnitts-Trockengewicht 1910

Wurzel: 1,954 g	0.545 g
Sproß: 3,9766 g	1,423 g
Blätter: 3,226 g	2,201 g

Wie die Tabellen zeigen, übertreffen (mit ganz wenigen und unwesentlichen Ausnahmen) die Pflanzen nach von der

Crone die nach Pfeffer sehr erheblich und zwar bei den Einzelermittlungen sowohl wie im Durchschnitt.

Bei den Lösungen fingen einige Wurzeln im Juli 1910 an zu faulen. Der angefaulte Teil wurde wiederholt abgeschnitten. Trotzdem blieb der oberirdische Teil der Pflanzen gesund. Im Jahre 1909 faulte keine Maiswurzel[1].

Über die Anwendung des Eisenchlorids sei noch folgendes erwähnt. Nach Benecke lautet die Vorschrift: auf »sieben oder drei« Liter 3—6 Tropfen Eisenchlorid. Von der Crone gab 6 Tropfen auf 1 Liter. — Benecke 2 oder 3 auf $1^1/_2$ Liter. — Ich gab 1909 viermal (von Juni bis November) Eisenchlorid hinzu: das 1. Mal 2, dann 3, zuletzt 4 Tropfen auf 2 Liter. 1910 5—10 Tropfen der offenen Eisenchlorid-Lösung.

Da diese letzten Versuche weit günstiger ausfielen, hatten offenbar die Pflanzen 1909 an Eisenhunger gelitten. Der Ansicht Beneckes, daß 6 Tropfen auf 1 Liter bei von der Crones Versuchen wegen zu hohen Säuregehaltes geschädigt haben möchten, kann ich nach meinen Versuchsergebnissen nicht beipflichten, wohl aber dürfte die Schädigung auf die Verwendung einer empfindlicheren Maissorte oder darauf zurückzuführen sein, daß die Versuchspflanzen gleich von Anfang an die angegebenen 6 Tropfen erhielten und nicht erst allmählich an diese verhältnismäßig hohe Gabe gewöhnt wurden.

Nach 8—14 oder nach 30 Tagen, je nach dem Auftreten der Chlorose fügte ich 1910 von März bis Mai je 5 Tropfen, von Mai bis Juni je 10 hinzu. Ich verabreichte den in Pfefferscher Lösung gezogenen Pflanzen im ganzen ebensoviel Eisen in Gestalt von Eisenchlorid, wie im Ferrophosphat der von der Croneschen Nährmischung enthalten ist. 0,25 g Ferrophosphat enthalten 0,117 g Eisen. 5 Tropfen Eisenchloridlösung enthalten 0,04 g Eisen. Der in 0,25 g Ferrophosphat enthaltenen Eisenmenge würden 14,4 Tropfen Eisenchlorid nach obigem entsprechen. 50 Tropfen Eisenchloridlösung von 10% Eisengehalt wogen 4.07 g.

Wie bekannt, enthält die von der Cronesche Lösung per 1 Liter destilliertes Wasser:

[1]) In den Landw. Vers. Stationen 1862—63—67 ist Wurzelfäulnis genau beschrieben.

1,0 g KNO_3
0,5 g $CaSO_4$
0,5 g $MgSO_4$
0,25 g $Ca_3(PO_4)_2$
0,25 g $Fe_3(PO_4)_2$

die Pfeffersche:

1,3 g Calciumnitrat
0,33 g Kaliumnitrat
0,33 g Primärkaliumphosphat
0,33 g Magnesiumsulfat
0,16 g Kaliumchlorid und
1—2 Tropfen Eisenchlorid.

Das Ergebnis dieser Prüfung auf die Eisenwirkung war, daß sich kräftige, dunkelgrüne Blätter entwickelten und vereinzelte Körner reiften. (Kein ganzer Kolben wie bei von der Crone-Nährlösung.)

Die Hauptsache war, die Pflanzen langsam an immer größere Mengen Eisen zu gewöhnen. Nicht zu viel auf einmal, auch nicht zu wenig. War der richtige Zeitpunkt für den Eisenzusatz verpaßt, so wurden die Pflanzen chlorotisch und erholten sich nicht mehr. Die Beobachtungen Josts, daß das chlorotische Organ noch jung sein muß, wenn ein Ergrünen eintreten soll — bei älteren hilft nachträglicher Eisenzusatz nicht mehr — bestätigte sich hier.

Die Kulturen nach Pfeffer forderten in diesem Punkt mehr Aufmerksamkeit und Mühe. Bei den von der Croneschen trat überhaupt nie Neigung zu Chlorose ein.

1910 wurden am Schluß einer Vegetationsperiode mehrere der (hier einfach mit der Nummer des betreffenden Versuchsgefäßes bezeichneten) Lösungen beiderlei Art auf Alkalität und Eisengehalt geprüft. Herrn Dr. P. Koenig vom chemischen Institut der Landwirtschaftl. Akademie, der diese Untersuchungen freundlichst übernahm, verdanke ich hierüber folgende Angaben:

Alkalität

(ausgedrückt als Kaliumhydroxyd in g per ein Liter; die angegebenen ccm beziehen sich auf den Verbrauch an $^1/_{10}$ Nor-

mal-Schwefelsäure für jeweilig 20 ccm Nährlösung. Indikator: Phenolphtalein).

Lösung nach von der Crone.

	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 5
Säureverbrauch:	0,4 ccm	0,4 ccm	0,8 ccm	0,6 ccm
entsprechend KOH:	0,112 g	0,112 g	0,224 g	0,168 g
	Nr. 6	Nr. 7	Nr. 8	Nr. 9
Säureverbrauch:	0,5 ccm	0,5 ccm	0,6 ccm	0,3 ccm
entsprechend KOH:	0,14 g	0,14 g	0,168 g	0,084 g

Lösung nach Pfeffer

	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 4
Säureverbrauch:	0,15 ccm	0,3 ccm	0,15 ccm	0,25 ccm
entsprechend KOH:	0,042 g	0,084 g	0,042 g	0,07 g
	Nr. 5	Nr. 6	Nr. 7	Nr. 9
Säureverbrauch:	0,1 ccm	0,15 ccm	0,1 ccm	0,2 ccm
entsprechend KOH:	0,028 g	0,042 g	0,028 g	0,056 g

Beide Lösungen sind also beträchtlich alkalisch geworden. Die Ursache dafür ist wohl in der Hauptsache in der Tätigkeit der Wurzeln zu suchen, denn da die Gefäße schon das ganze Jahr 1909 in Gebrauch gewesen waren, war wohl kaum anzunehmen, daß sie 1910 noch größere Mengen Alkali an die Lösung abgeben konnten.

In diesem Alkalischwerden der Lösung liegt auch die chemische Erklärung für die Notwendigkeit, zu der Pfefferschen Lösung die Eisenchloridlösung fraktioniert hinzuzufügen. Denn nur solange die Lösung sauer ist, bleibt das Ferrisalz aufgelöst. Wird sie neutral, so fällt alles Eisensalz als Ferriphosphat aus, und zwar vollständig, weil auch gelöstes Alkaliphosphat zugegen ist. Einige Tropfen der stark sauren offizinellen Eisenchloridlösung beheben den Übelstand so lange, bis die Säure wieder neutralisiert ist.

Daß tatsächlich am Schluß der Vegetationsperiode das Eisen aus der Lösung verschwunden ist, sieht man aus folgenden Zahlen:

Eisengehalt:

Pfeffersche Lösung

Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 4	Nr. 5	Nr. 6	Nr. 7	Nr. 9
Sehr geringe merkliche Spuren		0	0	0	0	0	Spuren

Es ist vielleicht von Interesse, von meinen Beobachtungen über das zur Verwendung kommende Ferrophosphat etwas mitzuteilen.

Chemisch reines Ferrophosphat ist weiß, nicht haltbar. Es verändert sich an der Luft sofort zu höher oxydiertem Ferroferriphosphat von verschiedenem Eisengehalt. Auch die Farbe des Präparates ist verschieden, gelbgrün, braun oder blau. Diese Verschiedenheit der Zusammensetzung und Farbe mag von der Art der Herstellung herrühren. Ich benutzte von Kahlbaum bezogene Salze, von denen das eine blau, das andere olivenbraun gefärbt war. 1909 wandte ich nur blaues an, 1910 beide Salze nebeneinander. Nur mit dem blauen Salze arbeitete von der Crone.

Die mit dem blauen Eisensalze versorgten Pflanzen übertrafen diejenigen des braunen von Anfang an. Die meisten des letzteren gingen zugrunde. Die Nährlösungen mit braunem Ferrophosphat mußten durch solche mit blauem ersetzt werden. Darin gediehen die Maispflanzen vorzüglich.

Diesem Befund entsprach auch die Zusammensetzung der Salze. Das blaue Salz enthielt 12,53%, das braune nur 4,75% Ferroeisen, während reines Ferrophosphat $Fe_3(PO_4)_2 + 8\,H_2O$: 33,47% Eisen enthält. Das blaue Salz enthielt also noch etwa 37%, das braune nur noch 14% der möglichen Menge Ferrosalz.

Als Hauptergebnis dieser meiner Versuche ist anzuführen, daß wenigstens für gewisse Pflanzen z. B. Mais der von der Croneschen Nährlösung der Vorzug zu geben ist, um kräftige, gesunde Individuen mit keimfähigen Samen zu erzielen, abgesehen davon, daß bequemer mit dieser Nährlösung zu hantieren ist.

Buchweizen 1911.

Um die vorbesprochenen Versuche 1909—1910 zu erweitern, wurde 1911 mit einer anderen Pflanze, Fagopyrum esculentum, gearbeitet. Der Buchweizen gedieh — um dieses Ergebnis vorweg zu nehmen — sowohl in von der Cronescher wie Pfefferscher Nährlösung. Die Versuchspflanzen wuchsen unter denselben Bedingungen wie Zea Mays 1909 und 1910 (zur gleichen Jahreszeit im demselben Gewächshause und in den damals angewandten Behältern).

Die Buchweizenpflanzen entwickelten alle gleich schöne, gesunde Wurzeln von blauweißer oder blaugrauer Färbung. Die kräftigen Blätter waren dunkelgrün.

Zunächst seien die Ergebnisse der Maigeneration beschrieben. Blüten zeigten sich reichlich, der Samenansatz und später die Ernte der reifen Samen fiel recht befriedigend aus.

Die Zusammensetzung der Nährlösung, die Beschaffenheit der Gefäße usw. schien keinen merklichen Einfluß auf die Entwicklung der Pflanzen zu haben, wenigstens zeigten die Versuche keine wesentlichen Unterschiede; die folgenden Zahlen mögen dies erläutern:

Von der Cronesche Lösung:

Wurzeln: 25—25—23—23—30 cm (—25,2 cm im Durchschnitt)
Sprosse: 130—140—162—225—232 cm und weniger (177,8 cm im Durchschnitt)
Samen-Anzahl: 2—8—93—36—4
Samen-Gewicht: 0,05 g—0,15 g—2,65 g—1,29 g—0,2 g.

Gesamtzahl der Samen von 18 Pflanzen:
445 Samen von 13,27 g Gewicht.

Im Durchschnitt:
24,722 Samen per Pflanze
1 Same = 0,029 g.

Trockengewicht im Durchschnitt von 18 Pflanzen:
Wurzeln: 1,76 g Sproße: 19,14 g Blätter: 10,99 g.

Von 1 Pflanze im Durchschnitt:
Wurzeln: 0,097 g Sproße: 1,0072 g Blätter: 0,61 g.

Pfeffersche Lösung.

Wurzeln: 30—24—20—30—30 cm (—26,8 cm im Durchschnitt)
Sprosse: 130—140—164—200—213 cm und weniger (169,2 cm im Durchschnitt)
Samen-Anzahl: 5—47—17—54—57
Samen-Gewicht: 0,13 g—1,27 g—0,52 g—1,57 g—1,53 g.

Gesamtzahl der Samen von 22 Pflanzen:
1219 Samen von 34,20 g Gewicht.

Im Durchschnitt:
55,4 Samen per Pflanze
1 Same = 0,028 g.

Trockengewicht im Durchschnitt von 31 Pflanzen:
Wurzeln: 11 g Sproße: 55,95 g Blätter: 23,63 g.

Von 1 Pflanze im Durchschnitt:
Wurzeln: 0,354 g Sproße: 1,804 g Blätter: 0,762 g.

Eine von der Cronesche Versuchspflanze brachte 112 Samen, die 3,58 g wogen.

Auffallend ist der bedeutende Unterschied in der Samenanzahl bei Exemplaren, welche am gleichen Tage in ein und denselben Behälter eingesetzt wurden.

z. B. Sproßhöhen von:	85 cm—	200 cm—	126 cm—	232 cm
Samenanzahl:	43 „ —	113 „ —	112 „ —	4 „

Nicht nur die Samen, sondern auch die Keimlinge wurden beim Einsetzen möglichst gleichmäßig ausgewählt.

Daß eine beträchtliche Anzahl Versuchspflanzen erforderlich ist, um ein beweiskräftiges Ergebnis unter den gewählten Bedingungen zu erhalten, — daß die kleinste Verletzung eines Organs große Versuchsfehler verursachen kann — braucht wohl nicht erwähnt zu werden. Es wurden deshalb grundsätzlich die Pflanzen, welche im Laufe der Versuchszeit verletzt wurden, ausgeschaltet.

Es ist eine Eigentümlichkeit des Buchweizens, mehrere Monate hindurch neu Blüten zu bilden und Samen auszureifen. Während des ganzen Sommers und Herbstes wurden vereinzelt reife Körner geerntet. Daß die Samen keimfähig waren, zeigte das Frühjahr 1912. Ich gedenke die Versuche in den nächsten Jahren zu erweitern, um das Urteil über die Verwendbarkeit der von der Croneschen Lösung auf möglichst breite Grundlage stellen zu können.

Ich bemerke noch, daß die Nährlösungen im gegenwärtigen Fall (1911) während des Versuches nicht erneuert wurden.

Der Pfefferschen Lösung wurden von Anfang an 5 Tropfen Eisenchlorid zugesetzt und nach einem Monat 10 Tropfen.

Da 15 Tropfen der offizinellen Eisenchloridlösung 0,122 g Eisen und 0,25 g Ferrophosphat 0,117 g Eisen enthalten, so wurde demnach in der von der Croneschen Lösung nahezu dieselbe Menge Eisen pro Behälter verabfolgt wie bei der Pfefferschen.

Da die Buchweizenpflanzen beider Lösungen sich vortrefflich entwickelten, war weder Erneuerung der Lösung, noch ein Zusatz von mehr Eisen notwendig. (Im Gegensatz zu den Versuchen mit Zea Mays 1910, wo zur Verhütung der Chlorose öfterer Eisenzusatz sich als sehr nötig erwies.)

Bei einigen Exemplaren traten Erkrankungen schon im jugendlichen Stadium auf (Verdickungen der Knoten, Blattstiele und Stengel, Umrollen der Blätter und Blüten). Diese wurden vom Versuche ausgeschlossen.

Am Schlusse der Versuchsperiode wurden die einzelnen Lösungen wieder auf ihre Reaktion untersucht. Das Ergebnis dieser Prüfung war (bezogen auf 25 ccm Lösung, Indikator Phenolphtalein):

Lösung nach von der Crone.

$^1/_{10}$ Normal-Schwefelsäure verbraucht:

Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3
0,10 ccm	0 ccm	0,05 ccm
sehr schwach alkalisch	vollständig neutral	kaum alkalisch, fast neutra

Lösung nach Pfeffer.

$^1/_{10}$ Normal-Schwefelsäure verbraucht:

Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3
0,025 ccm		
(sehr schwach alkalisch)	so gut wie neutral, sehr schwach sauer	neutral

Daraus folgt, daß eine geringe alkalische oder saure Reaktion der Nährlösung der Pflanze nichts schadet, womit aber nicht in Abrede gestellt werden soll, daß die möglichst neutrale Reaktion den meisten Pflanzen am besten bekommen wird. Daß die Reaktionsverhältnisse der Kulturlösungen, ob diese neutral, schwach oder stärker sauer waren, anscheinend einen größeren Einfluß auf die Entwicklungsfähigkeit der Wurzeln nicht ausgeübt hatten, erwähnt auch Hansteen[1]. Ich beobachtete das gleiche bei meinen Kulturen in den Jahren 1909 bis 1911.

Auch im August wurden mehrmals Pflanzen in von der Cronesche Nährlösung eingesetzt. Sowohl die oberirdischen Teile, wie die Wurzeln waren bedeutend kleiner und zarter entwickelt als bei der Maigeneration. Die Wurzeln hatten auch die blauweiße oder blaugraue Färbung wie bei den Maikulturen. Die Blätter waren schön gesund grün. Die Individuen gleichen mehr den Freilandpflanzen (keine abnorm hohen Sprosse). Die höchsten Sprosse erreichten 53—61—74 cm. Zehn samentragende Pflanzen erbrachten Samenernten von: 2—3—4—5—6 bis 8—10—14—4—4—Samen. Die Kulturlösungen erwiesen sich am Schluß der Vegetationsperiode als neutral. Mit den August-

[1]) Jahrb. f. wiss. Bot. 1910. **47.**

pflanzen wurden im großen und ganzen dieselben Ergebnisse erzielt, wie mit den Frühjahrspflanzen, wenn wir das Ziel dieser Arbeit im Auge behalten, die Brauchbarkeit der angewandten Nährlösungen zu prüfen.

Fagopyrum esculentum (braune Ostseesorte) ist entschieden eine für Wasserkulturen dankbare Versuchspflanze, mit ihr gelingt es leichter und bequemer als mit der Sorte praecox von Zea Mays gesunde kräftige Pflanzen heranzuziehen.

Ich werde noch mit anderen Buchweizensorten und sonstigen Pflanzen ähnliche Studien vornehmen und mit den schon erprobten Arten und Spezies noch anderweitige Versuche anstellen.

Zum Schlusse sei noch erwähnt, daß sich aus meinen Versuchen auch Schlüsse nach einer anderen Seite hin ziehen lassen. Verschiedene Forscher behaupten nämlich, daß der Buchweizen nur in chlorhaltigen Nährlösungen normal gedeihen und Samen erzeugen könne, und glauben sich zu dem Schlusse berechtigt, daß die Pflanzen, insbesondere der Buchweizen, Chlor unbedingt nötig hätten. Wie nun P. Koenig[1] feststellte, ist es sehr wohl möglich, Buchweizen auch in chlorfreier Nährlösung so zu ziehen, daß er durchaus gesund bleibt und normale Samenernten hervorbringt. Da nun meine von der Croneschen Nährlösungen chlorfrei waren, und auch ich meist normale Pflanzen mit teilweise recht reichen Samenernten erzielte (s. o.), so wurden damit die Versuchsergebnisse P. Koenigs vollauf bestätigt. Ich bemerke noch, daß Koenig seine Versuche im gleichen Gewächshause, also unter denselben äußeren Bedingungen angestellt hat, wie ich.

Die Hauptergebnisse dieser Arbeit seien folgendermaßen zusammengefaßt:

Da die von der Cronesche Lösung während der Vegetationsdauer neutral bleibt oder schwach alkalisch wird, so bleibt ihr Eisengehalt in Gestalt von Ferrosalz nahezu konstant. Die Pfeffersche Lösung, die anfangs sauer ist, enthält ursprünglich viel Eisen in der Ferriform gelöst, das im Laufe der Vegetationsperiode mehr und mehr ausfällt, weil die Lösung neutral wird. Der Eisengehalt der Pfefferschen Lösung schwankt also und muß durch fraktioniertes Hinzugeben von saurer Chlorid-

[1]) Verhandl. d. Naturf.-Versamml. d. naturw. Abt. Karlsruhe. 1911. S. 261 ff.

lösung reguliert werden, wenn man Chlorose vermeiden will, während diese Vorsichtsmaßregeln bei der von der Croneschen Lösung überflüssig sind.

Wenig empfindliche Pflanzen, wie Fagopyrum esculentum, gedeihen danach ebensowohl in gut regulierter Pfefferscher wie in von der Cronescher Lösung. Säureempfindliche und stark eisenliebende Pflanzen aber, wie Zea Mays, Sorte praecox, entwickeln sich durchaus besser in von der Crones Lösung. Diese hat danach den ausgedehntesten Verwendungsbereich, ist am leichtesten zu handhaben und gibt immer gleichmäßige, leicht reproduzierbare Resultate, weshalb ihr vor allen anderen der Vorzug zu geben ist.

Diese Arbeit wurde in den Jahren 1909 bis 1911 im botanischen Institut der Landwirtschaftlichen Akademie zu Bonn-Poppelsdorf unter der Leitung von Herrn Professor Dr. M. Koernicke ausgeführt. Bei der Beantwortung der chemischen Fragen haben mir Herr Geheimrat Kreusler, Herr Dr. Koenig und Herr Prof. Dr. Benrath mit Rat und Tat beigestanden. Ihnen allen spreche ich für ihre Hilfe meinen verbindlichsten Dank aus.

Botanisches Institut der Landwirtschaftlichen Akademie Bonn-Poppelsdorf.

Literaturverzeichnis.

Benecke, W., Die von der Cronesche Nährlösung. Zeitschr. f. Bot. 1909. I. Jahrg. 235—252.

von der Crone, G., Ergebnisse von Untersuchungen über die Wirkung der Phosphorsäure auf die höhere Pflanze und eine neue Nährlösung. Dissertation. Bonn. 1904.

Detmer, W., Das kleine Pflanzenphysiologische Praktikum. Jena. 1909.

Hansteen, B., Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen. I—II. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910. **47**, 289—376.)

Jost, L., Vorlesung über Pflanzenphysiologie. 1908. 2. Aufl. Jena.

Landwirtschaftliche Versuchsstation 1862—63—67.

Neue Folge Versuchsstation. **1, 7, 12.**

Noll, F., Physiologie aus dem Lehrbuch f. Botanik f. Hochschulen. 9. Aufl. Jena. 1908. 143—273.

Pfeffer, W., Pflanzen-Physiologie. 1897. I. Stoffwechsel. 1904. II. Kraftwechsel. Leipzig.

Besprechungen.

Linsbauer, K., C. K. Schneiders illustriertes Handwörterbuch der Botanik. 2. Aufl. Unter Mitwirkung von Diels, Falck, Glück, v. Keissler, Küster, Porsch, Potonié (†), Svedelius, Tischler, Wagner, v. Wettstein, Zahlbruckner.

Die erste Auflage dieses Buches fand keine besonders günstige Aufnahme (Bot. Ztg. 1905. S. 373). C. K. Schneider trat von der Leitung zurück und Linsbauer hat im Verein mit den obengenannten Fachgenossen die Herausgabe übernommen. Man verzichtete darauf, »die einzelnen Termini durch mehr oder minder umfangreiche Auszüge aus den Quellenwerken zu erläutern« und setzte an deren Stelle eine »knappe, aber auch weiteren Kreisen verständliche Darstellung«. Ein Handbuch der Botanik war aber nicht geplant, sondern ein Buch zum Nachschlagen über die Kunstausdrücke und deren Bedeutung. Dieses konnte nicht geschehen, ohne mit Zuziehung von Abbildungen doch einen kurzen Abriß über die einzelnen Kapitel der Botanik zu geben.

Das Buch wird vielen willkommen sein, wenn es naturgemäß auch nicht alles erschöpft. Es hat dadurch ungemein gewonnen, daß Spezialvertreter sich in ihrem Gebiet betätigten. Verf. hat selber wohl das Gefühl, daß auch jetzt noch mancherlei zu ändern ist, aber das wird ja mit der Zeit kommen. Manche Wünsche werden sich von selbst erledigen.

Oltmanns.

Voigt, A., Lehrbuch der Pflanzenkunde. **4.**

Erweiterung der speziellen und allgemeinen Pflanzenkunde, mit besonderer Rücksicht auf die niederen Pflanzen und die allgemeine Pflanzen-Anatomie und -Physiologie, mit 90 i. d. Text gedr. Abbildungen. Hannover und Leipzig. Hahnsche Buchhandlung. 1916. 8⁰. VIII + 155 S.

Die früher besprochenen ersten drei Bände des umfangreich angelegten Lehrbuchs der Pflanzenkunde behandelten »die höheren Pflanzen

im allgemeinen«[1] (Morphologie und Ökologie), »Schulflora«[2] (Flora Deutschlands) und »Die Anfangsgründe der Pflanzengeographie«[3]. Das vorliegende vierte Bändchen umfaßt die Systematik und spezielle Botanik der niederen Pflanzen sowie Anatomie und Physiologie der höheren Gewächse. Der erste Teil enthält (§ 1) einen sorgfältig durchgearbeiteten dichotomischen Bestimmungsschlüssel der Abteilungen des Pflanzenreiches (im Anschluß an Engler), der nicht nur dem Schüler ein mechanisches Hilfsmittel zur Auffindung der Namen der Pflanzenabteilungen bieten, sondern auch eine Charakteristik der Abteilungen und ihrer Verwandtschaftsbeziehungen darstellen soll. Die §§ 2—24 bringen die Gattungsdiagnosen und Einzelbeschreibungen von wichtigen Vertretern der Gattungen. Der reichhaltige Stoff gibt dem Lehrer freie Hand zur Auswahl und bietet zugleich dem interessierten Schüler die Möglichkeit zur selbständigen Weiterbildung. — Der anatomisch-physiologische Teil des Bändchens umfaßt den Bau und die Funktion der Organe und Gewebe, wobei die Physiologie, der unzureichenden chemischen und physikalischen Vorbildung der Schüler wegen, weniger eingehend behandelt ist. Auch in diesem allgemeinen Teil, besonders in der Gewebelehre, war für den Verf. der Gesichtspunkt maßgebend, mehr Stoff zu bieten als in der Schule durchgenommen werden kann[4]. Verf. hat damit ein gediegenes preiswertes Werk geschaffen, das Lehrern und Schülern Freiheit des Lehrens und Lernens gewährleistet. — In dem ganzen Werke wird der Grundsatz befolgt, die fremdsprachlichen Ausdrücke möglichst zu verdeutschen, ohne jedoch Fachausdrücke, die auch vom Standpunkt des Schulmanns aus vorzuziehen wären, abzulehnen. Da nun fast jedes Schulbuch und jedes größere populäre Werk (Kerner-Hansen, Pflanzenleben, Warburg, Pflanzenwelt usw.) neue Verdeutschungen bringt und außerdem für viele Pflanzen mehrere Volksnamen existieren, entsteht in der populären Literatur ein Chaos von deutschen Namen, dem, wie Ref. schon mehrfach gefordert hat, durch Vereinigung der Autoren möglichst bald ein Ende gemacht werden sollte. Viele der von Verf. in Gebrauch genommenen deutschen Bezeichnungen (Grünkörper, Weißkörper [Leukoplasten], Blattgrün, Blütenblau [Anthocyan], Kohlenstoffaneignung [Assimilation], erd-, lichtwendig, erd-, lichtscheu, schwerkraft-, lichtkreuzend, Richtungszellen [Statocysten] usw.) bieten einen vollwertigen Ersatz für die in den Schulen oft undenkbaren Fachausdrücke. Wäre einmal eine einheitliche deutsche Namengebung festgelegt, so könnte deren Mitbe-

[1]) Bot. Ztg. 1906. **64**, II, 284.
[2]) Zeitschr. f. Bot. 1913. **5**, 704.
[3]) Ebenda. 1909. **1**, 420.
[4]) A. Voigt, Geleitschr. z. d. Lehrb. d. Pflanzenkunde. Hannover 1906.

nützung auf den Universitäten auch das botanische Studium des jungen Mediziners von manchem unnützen Ballast befreien. Hannig.

Warming, E., und **Graebner, P.,** Eug. Warmings Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Dritte umgearbeitete Auflage. 5. und 6. (Schluß-)Lieferung.

Berlin, Gebr. Borntraeger. 1918. S. 641—988. (1—64.) Fig. 287—395.

Vorliegende Hefte bringen den neuen Warming-Graebner zum Abschluß. Sie enthalten die Formationen auf Torf, die Kältewüsten, die Bestände der Stein- und Sandböden, die »Serie« der Hartlaubformationen, die der »subxerophilen Formationen mit Grasböden« und die »Serie der ariden Gebiete«. Wie bereits früher (Diese Zeitschr. **8**, 386; **9**, 406) hervorgehoben, stehen die nordeuropäischen Verhältnisse im Mittelpunkte der Darstellung, und hier wieder heben sich Heide und Dünen, über die ja die beiden Verff. selbst so eingehend gearbeitet haben, durch besonders liebevolle Behandlung heraus. Der letzte Abschnitt ist dem »Kampf der Pflanzenvereine« gewidmet, gilt also der »Successionslehre«. Er ist verhältnismäßig kurz gehalten, faßt aber alles Wesentliche passend zusammen. Wer sich spezieller für dieses neuerdings so stark bebaute Feld interessiert, findet das Nötige in dem kürzlich (als Carnegie Publ. No. 242, 1916) erschienenen Buche »Plant Succession« von F. E. Clements.

Die stattliche neue Ausgabe von Warmings Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie bereichert unsere Literatur um ein Werk, das eine Fülle von Anregung von sich ausgehen läßt. Es hält sich fern von jedem Dogmatismus und wird daher langdauernden Einfluß auf die Entwicklung der Vegetationskunde ausüben. L. Diels.

Christiansen, M., Bibliographie des Geotropismus 1672 bis 1916.

Mitt. a. d. Inst. f. allgem. Bot. in Hamburg. 1917. **2**, 1—118. (3. Beih. z. Jahrb. d. Hamb. wiss. Anstalten. 1916. **34**.

Die vorliegende Arbeit ist als erste in einer Serie von Bibliographien botanischer Einzelprobleme gedacht, deren Herausgabe sich das Hamburger Institut für allgemeine Botanik zur Aufgabe gemacht hat. In der Einleitung entwickelt H. Winkler die Gesichtspunkte, die für die Auswahl der Arbeiten maßgebend waren. Die Bibliographie soll über die gesamte vorliegende wissenschaftliche Literatur orientieren, es wurden daher nicht nur die Arbeiten aufgenommen, deren Hauptgegenstand

geotropische Probleme sind, sondern auch solche, die sich nebenbei mit Geotropismus befassen. Auch Geotaxis wurde berücksichtigt, ebenso Veröffentlichungen zoologischen Inhalts, die von allgemeinerer Bedeutung sind. Von Lehrbüchern sind nur solche vertreten, deren Darstellungen für den Gang der Forschung Bedeutung haben oder gehabt haben. Was die Anordnung anlangt, so werden die Arbeiten nach dem Jahr des Erscheinens aufgezählt, innerhalb eines jeden Jahres wurde alphabetische Reihenfolge gewählt.

Ref. hat sich durch Stichproben überzeugt, daß die Literaturzusammenstellung in der Tat eine sehr vollständige ist. So wird die Bibliographie jedem, der auf dem Gebiete arbeitet oder sich darüber orientieren will, sehr nützliche Dienste leisten. Möchte das sehr begrüßenswerte Unternehmen im geplanten Sinne fortschreiten, dann wird es der botanischen Forschung viele Erleichterung schaffen!

Wenn Ref. zum Schluß noch einen kleinen Verbesserungsvorschlag machen darf, so würde er es für zweckmäßig halten, wenn jeweils am Kopf der Seite das bzw. die Erscheinungsjahre der auf der betreffenden Seite angeführten Arbeiten angegeben wären. Die Auffindung der Titel nach dem Register würde dadurch etwas erleichtert. H. Kniep.

Nordhausen, Zur Kenntnis der Saugkraft und der Wasserversorgung transpirierender Sprossen.

Jahrb. f. wiss. Bot. 1917. **58,** 295—335.

Verf. setzt seine Versuche (Zeitschr. f. Bot. **9,** 600) in der Weise fort, daß er im Anschluß an Renner, die Pflanze durch Widerstände hindurch Wasser aufnehmen läßt. Als Widerstand benutzt er jetzt ausschließlich zylindrische Säulen aus gebranntem Ton von 3 bis 6 cm Länge, die mit plastischem Ton dem abgeschnittenen Versuchszweig angedichtet werden. Die Pflanzen nehmen dann zunächst nur wenig Wasser auf; dann aber — nach Erhöhung der Saugkraft — steigen die Mengen bis zu einem Maximum, das lange Zeit konstant bleiben kann. Da durch Vorversuche die Wassermenge bestimmt ist, die bei Luftpumpensaugung durch den Widerstand geht, so ist die Leistung der Pflanze in jedem Einzelfall leicht zu berechnen. Wir gehen hier auf die sorgfältigen Diskussionen über die Physik des Apparates nicht ein und berichten nur über die Resultate: es ist im Maximum eine Saugleistung von acht Atmosphären nachweisbar.

Solche Saugleistungen können sich über viele Stunden, ja über Tage erstrecken; aber die Pflanze welkt dabei, d. h. das so aufgenommene Wasser reicht nicht aus, um den Transpirationsverlust zu decken. —

Die Versuche sind mit krautigen oder holzigen Zweigen niedriger Pflanzen ausgeführt; es wäre von Interesse festzustellen, ob Teile aus der Krone hoher Bäume bei solchen neg. Drucken weniger leicht welken. Wenn das nicht der Fall ist, dann erhält die Kohäsionstheorie einen starken Stoß. Durch Kohäsion können zwar sehr ansehnliche Drucke entstehen und lange erhalten bleiben, aber die Pflanze geht dabei dem Vertrocknungstod entgegen, ihre Wasserbahnen füllen sich allmählich mit Luft.

Das Ziel der Versuche, die Ref. 1916 in dieser Zeitschrift veröffentlicht, und die er auch späterhin noch weiter verfolgt hat, war, einen Zweig tage- oder wochenlang unter negativem Druck Wasser aufnehmen zu lassen, um zu prüfen, ob er dabei seinen Wassergehalt bewahrt, oder ob er allmählich vertrocknet. Die Art der Versuchsanstellung war ungeeignet; sie verlangte völlig luftfreies Wasser und das läßt sich nicht herstellen. Wenn man aber von der Verwendung von Glasapparaten und Quecksilber absieht und die Versuchsmethode des Verf.s annimmt, dann läßt sich das Ziel mühelos erreichen. Eine Entfernung der Luft ist bei diesen Versuchen nicht nötig. Jost.

Schroeder, H., Die Hypothesen über die chemischen Vorgänge bei der Kohlensäure-Assimilation und ihre Grundlagen.

Jena, G. Fischer. 1917. 8°. 168 S.

Das Buch, als kritisches Sammelreferat im größeren Stil gedacht, zerfällt in folgende sechs Abschnitte: 1. Die Hypothesen. 2. Allgemeines über die Prüfungsmöglichkeiten. Voraussetzungen und Vorfragen. 3. Chemisch-synthetische Arbeiten. 4. Analytisch-chemische Untersuchungen. 5. Physiologische Arbeiten. 6. Einige Ausblicke. Es handelt sich um eine mit großer Sachkenntnis und scharfer Kritik durchgeführte zusammenfassende Darstellung der zahlreichen Arbeiten, die sich im Laufe der Zeit an der Lösung dieses Grundproblems des pflanzlichen Stoffwechsels versucht haben. Unter Hervorhebung der großen Schwierigkeiten, die der experimentellen Forschung auf dem Gebiete entgegenstehen, scheidet der Verf. scharf zwischen dem, was als hypothetisch und dem, was als feststehend zu betrachten ist. Letzteres ist freilich, wie mehrfach betont wird, im Verhältnis zu der außerordentlich großen bisher geleisteten Arbeit, in die sich Physiologen und Chemiker teilen, recht wenig. Daher bleibt nach dem Lesen des Buches ein unbefriedigendes Gefühl zurück, das aber nicht dem Verf. zur Last fällt, sondern in der Natur der Sache liegt. Den reichen Inhalt kurz zu skizzieren, ist kaum möglich. Ich will versuchen, die

wesentlichsten Ergebnisse, zu denen der Verf. gelangt, hervorzuheben. Unter allen Hypothesen muß die Baeyersche Formaldehyd-Hypothese immer noch als die wahrscheinlichste gelten. Dem braucht nicht zu widersprechen, daß der Nachweis des Formaldehyds in den Assimilationsorganen trotz der vielen, darauf verwandten Mühe als nicht gelungen angesehen werden muß. Da eine Reduktion der Kohlensäure zu Formaldehyd in vitro durchführbar ist, und da andererseits ausgehend vom Formaldehyd Zucker synthetisch gewonnen werden können, so ist die Baeyersche Hypothese vom chemischen Standpunkte aus gut begründet. Auch in der Pflanze ist die Verwertung des Formaldehyds zur Kohlehydratsynthese, wenn auch nicht eindeutig erwiesen, so doch sehr wahrscheinlich gemacht. Wie er hier aus Kohlensäure entsteht, ist natürlich unbekannt. Nimmt man an, daß er auf dem Umwege über ein Bindeglied gebildet wird, so könnte als solches mit einiger Wahrscheinlichkeit die Ameisensäure angesehen werden. — Über die Zwischenprodukte, die in der Pflanze zwischen Formaldehyd und Stärke auftreten, ist nichts Sicheres bekannt. Geben doch die zahlreichen vorliegenden analytischen Untersuchungen noch nicht einmal eine eindeutige Antwort auf die Frage, ob bei der Stärkesynthese primär Hexosen oder Disaccharide (Rohrzucker) als Vorstufe auftreten. Eine Verarbeitung von von außen dargebotenem Kohlenoxyd hält Verf. für durchaus unerwiesen. Ebenso fehlt seiner Meinung nach jeder Beweis für ein Intermediärauftreten dieses Körpers bei der Kohlehydratsynthese in der Pflanze. Die Hypothesen, die mit einer Bindung bzw. Anlagerung der Kohlensäure oder einfacher Derivate derselben rechnen (z. B. die Vorstellungen von Siegfried und die neuerdings von Willstätter und Stoll angenommene Bindung von Kohlensäure an Chlorophyll) hält Verf. für einer besonderen Beachtung wert. H. Kniep.

Willstätter, R., und **Stoll, A.**, Über die Baeyersche Assimilationshypothese. (Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. zweite[1] vorläufige Mitteilung.)

Ber. d. d. chem. Ges. 1917. **50**, 1777—1791.

—, Über das Verhalten des kolloiden Chlorophylls gegen Kohlensäure. (Untersuchungen über die Assimilation usw., dritte vorläufige Mitteilung.)

Ebenda. 1791—1801.

[1]) Vgl. die Besprechung der ersten vorläufigen Mitteilung in dieser Zeitschrift. 1916. **8**, 398.

Die mehrfach hervorgehobene Tatsache, daß das Licht einen ungeheuer hohen Potentialhub zu leisten hat, wenn als erste Phase des Assimilationsprozesses eine direkte Überführung der Kohlensäure in Formaldehyd und Sauerstoff angenommen wird, hat vielfach zu der Annahme Veranlassung gegeben, daß die Kohlehydratsynthese in der Pflanze über andere Zwischenglieder (Oxalsäure, Ameisensäure) verläuft. Die Verff. gehen in der ersten Abhandlung von dem Gedanken aus, daß unter der Voraussetzung, daß Oxalsäure, Ameisensäure oder Glykolsäure als Zwischenstufen auftreten, der assimilatorische Koëffizient $\left(\frac{CO_2}{O_2}\right)$ größer als 1 sein müßte. Sie nahmen sich daher vor, diesen Koëffizienten zu bestimmen, und zwar unter Bedingungen, die einer eventuellen Anhäufung von Zwischenprodukten der Reduktion möglichst günstig sind (gesteigerte Assimilation bei hohem Teildruck [5—$6^1/_2$ Vol. Proz.] der Kohlensäure, hohe Temperatur, lange Versuchsdauer). »Wenn die Konstante genau 1 ist, so sagt sie aus: die Kohlensäure wird reduziert zum Kohlenstoff, der natürlich als Hydrat auftritt; das einzige Hydrat des Kohlenstoffs mit nur einem Atom Kohlenstoff im Molekül ist der Formaldehyd.« Die bisherigen Bestimmungen des Koëffizienten, z. B. die von Bonnier und Mangin, weisen viele Mängel auf. Obwohl die Bemühungen der beiden letzteren Forscher gerade darauf gerichtet waren, die durch die Atmung bedingten Ungenauigkeiten auszuschalten, so können ihre Werte doch nicht den Anspruch erheben, ein reiner Ausdruck des assimilatorischen Gaswechsels zu sein. Auch aus methodischen Gründen, um Fehler, die durch eine eventuelle Verschiedenheit der Atmung im Licht und Dunkeln entstehen könnten, zu vermeiden, ist es daher zweckmäßig, mit möglichst gesteigerter Assimilation zu arbeiten, der gegenüber die Atmosphäre keine ins Gewicht fallende Rolle spielt.

Die analytischen Befunde, die bei der Untersuchung zahlreicher Objekte gewonnen wurden, führten nun übereinstimmend zu dem Ergebnis, daß der assimilatorische Koëffizient genau gleich 1 ist. Eine Ausnahme machen aus bekannten Gründen nur die Sukkulenten. Aber auch für sie konnte gezeigt werden, daß mit dem Verbrauch der aufgespeicherten Säurereserven der Koëffizient sich mehr und mehr der Einheit nähert. Die Verff. betrachten daher ihre Resultate als einen Beweis dafür, daß der gesamte Sauerstoff des Kohlendioxyds bei der Assimilation entbunden wird, daß also ein Zwischenglied bei der Reduktion, wie es mehrfach angenommen worden ist, unmöglich frei vorkommen kann.

Ein Beweis dafür, daß der Assimilationsvorgang genau nach dem Schema, wie es Baeyer entwickelt hat, verläuft, ist damit freilich nicht

gegeben. Während Baeyer primär eine Reduktion der CO_2 zu CO annimmt, das sich mit Chlorophyll verbinden soll, und aus diesem CO mit Wasserstoff Formaldehyd werden läßt, nehmen die Verff. an, daß das Kohlendioxyd mit Chlorophyll eine dissoziable Additionsverbindung bildet. Hiervon handelt die zweite Abhandlung. Veranlassung zu dieser Annahme gab die wichtige Beobachtung, daß kolloidale wäßrige Chlorophyllösung gegenüber dem Wasser eine erhöhte Absorptionsfähigkeit für Kohlensäure aufweist. Es tritt beim Einleiten von CO_2 in kolloidale Chlorophyllösung eine Zersetzung des Chlorophylls in Phaeophytin, das ausgeflockt wird, und Magnesiumkarbonat ein. Besonders bemerkenswert ist nun, daß diese Zersetzung unter Bildung eines Zwischenprodukts, nämlich einer leicht dissozierbaren Verbindung von Chlorophyll und Kohlensäure verläuft. Es gelang auch, dieses Zwischenprodukt zu fassen. Leitet man bei Zimmertemperatur Kohlensäure in kolloidale wäßrige Chlorophyllösung ein, so tritt die Zersetzung allerdings, namentlich bei Chlorophyll *a*, sehr schnell ein. Wird die Absorption dagegen bei 0° vorgenommen, so bleibt die Komponente *a* bei kürzerer, die Komponente *b* auch bei längerer Versuchsdauer unzersetzt und behält die reine Chlorophyllfarbe. Um nun zu bestimmen, ob auch unter diesen Bedingungen die Kohlensäure zu einem kleinen Teile als Magnesiumkarbonat auftritt, wurde nach der Absorption die Kohlensäure durch CO_2-freie Luft ausgetrieben (ebenfalls bei 0°) und gewogen, dann durch Zusatz von Schwefelsäure die an Mg gebundene Kohlensäure bestimmt. Es erwies sich für die Entbindung der CO_2 als zweckmäßig, die Lösung mit dem vierfachen Volumen Alkohol zu versetzen. Das Ergebnis war nur ein sehr geringer Gehalt an Magnesiumkarbonat. Die Verff. sind nun der Ansicht, daß das Zwischenprodukt als primäre Magnesiumverbindung des Phaeophytins anzusehen ist, in der die eine Valenz des Magnesiums an Stickstoff gebunden, die andere mit Kohlensäure abgesättigt ist. Da keine Verfärbung bei Auftreten des Zwischenprodukts eintritt, kann der chromophore Komplex des Chlorophyllmoleküls keine Veränderung erfahren. Eine Bindung von Kohlensäure an Chlorophyll entsteht nach Meinung der Verff. auch im Blatte. Die Verff. verkennen allerdings nicht, daß zwischen der Reaktion der Kohlensäure mit dem Blatte und mit der reinen kolloidalen Chlorophyllösung beträchtliche Unterschiede bestehen. Einmal assimilieren die Blätter, ohne daß das Chlorophyll sich sichtbar verändert, in einer Atmosphäre, die 20 bis 25% CO_2 enthält noch gut, während reines Chlorophyll in einem solchen Medium schnell aufgespalten wird. Es muß also zum wenigsten angenommen werden, daß das Chlorophyll im Blatt irgendwie vor Spaltung geschützt ist. Auch die Geschwindigkeit der Kohlensäureaufnahme

ist im Blatt eine weit größere als in vitro. Somit bleibt trotz dieser für die Erklärung des Assimilationsvorgangs gewiß sehr bedeutungsvollen Entdeckung noch manches ungeklärt.

Die theoretische Vorstellung, die die Verff. am Schlusse ihrer Abhandlung vom Assimilationsvorgang entwickeln, ist etwa folgende: Es tritt in der Pflanze eine Addition von Kohlensäure oder eines Kohlensäurederivats an Chlorophyll ein. Die absorbierte Lichtenergie bewirkt eine Umlagerung der Atome ins Kohlensäuremolekül, wobei eine Form der Kohlensäure mit erhöhtem Energiegehalt entsteht. Dieser Annahme würde die Entstehung eines Isomeren von Peroxydkonstitution entsprechen. Dafür gibt es zwei Möglichkeiten, entweder die Entstehung von Formylhydroperoxyd $\left(= \text{Perameisensäure } C\begin{matrix} \diagup H \\ = O \\ \diagdown O - OH \end{matrix}\right)$ oder von Formaldehydperoxyd $\left(\begin{matrix} C \overset{\diagup H}{-} OH \\ | \quad \diagdown \\ O - O \end{matrix}\right)$. Aus der Chlorophyll-Peroxyd-Verbindung werden dann zwei Sauerstoffatome gleichzeitig oder nacheinander abgespalten, So kann eine Desoxydation zur Formaldehydstufe zustande kommen. Wie aus der in der ersten Abhandlung bewiesenen Konstanz des assimilatorischen Koëffizienten hervorgeht, kann ein Zwischenglied der Reduktion vom Chlorophyll nicht abgetrennt werden; es muß vielmehr das Reduktionsprodukt der Kohlensäure mit dem Chlorophyll verbunden bleiben, bis die ganze molekulare Sauerstoffmenge abgespalten ist. Erst dann kann ein neues Molekül Kohlensäure mit dem Chlorophyll in Reaktion treten.

Es bleibt ferneren Untersuchungen vorbehalten, zu entscheiden, inwieweit diese sehr interessanten Vorstellungen den natürlichen Verhältnissen gerecht werden. Auf alle Fälle eröffnen sie für die weitere Forschung neue, wichtige Ausblicke. K. Kniep.

Ursprung, A., Über die Stärkebildung im Spektrum.

Ber. d. d. bot. Ges. 1917. **35,** 44—69.

Nach unseren bisherigen Kenntnissen, die auf Versuche von Timiriazeff zurückgehen, findet Stärkebildung bei Blättern, die dem Sonnenspektrum ausgesetzt werden, nur etwa zwischen den Fraunhoferschen Linien B und D statt. Verf. hat unter Zuhilfenahme verschiedener Lichtquellen (durch Heliostaten reflektiertes Sonnenlicht, Osram-Azo-

Lampe, verschiedene Bogenlampen, Mondlicht) und Spektralapparate (mit Glas- und Quarzlinsen) die Frage in umfassender Weise untersucht und gefunden, daß im gesamten sichtbaren Teil des Spektrums in Blättern (hauptsächlichstes Versuchsobjekt war Phaseolus) Stärke erzeugt werden kann, außerdem im Ultraviolett bis $\lambda = 330\ \mu\mu$, dagegen nicht im Infrarot. Bei Wellenlängen, die größer sind als 760 $\mu\mu$, also diesseits der Fraunhoferschen Linie A, wurde keine Stärkelinie beobachtet. Nicht nur mit Prismen- sondern auch mit Gitterspektren ließ sich in Blättern Stärkebildung erzielen. Was die Intensität der Schwärzung nach Chlorophyllausziehung und Jodfärbung bei diesen Blattspektrogrammen angeht so war sie, wie zu erwarten, je nach der gewählten Lichtquelle, der Art der Erzeugung des Spektrums (Dispersion!) und der Beleuchtungsdauer sehr verschieden. Um einen Maßstab für die Intensität der Schwärzung zu gewinnen und »Schwärzungskurven« zu erhalten, die die relative Größe der Stärkebildung schätzungsweise angeben, hat Verf. die Schwärzung mit dem Ton hellgrauer Gelatinestreifen verglichen, die in 1- bis 7facher Lage übereinander verwandt wurden. Wenn sich damit auch keine absoluten Assimilationswerte erhalten lassen, so genügt die Methode doch vollkommen, um den allgemeinen Verlauf der Kurven zu bestimmen. Dieser ist nun, gemessen mit Brom- und Sonnenlicht im großen und ganzen folgender: Die Schwärzung beginnt im Rot zwischen B und C, also an der Stelle des Hauptabsorptionsbands im Rot; vom roten Ende aus steigt die Kurve steil an und verläuft dann etwa von B ab horizontal. Bei schwacher Beleuchtung erfolgt vor D wieder ein Sinken, das langsam nach dem kurzwelligen Ende des Spektrums fortschreitet. Je länger das Blatt exponiert wird und je größer der Gehalt der Lichtquelle an kurzwelligen Strahlen ist, um so länger ist der horizontale Teil der Kurve, in um so kurzwelligerem Lichttr itt also der Abfall ein. Sekundäre Anstiege der Kurve wurden nur bei Anwendung von Bogenlicht beobachtet. Sie fallen mit den Cyanbändern des Bogenlichtspektrums zusammen, haben also nicht allein in der Chlorophyllabsorption ihren Grund. Aus ökologischen Gründen ist besonders bemerkenswert, daß die relative Stärkeproduktion durch Blau und Violett im blauen Himmelslicht größer ist als in dem von weißen Wolken reflektierten Licht, in diesem wieder größer als im direkten Sonnenlicht. Dies stimmt überein mit den Angaben über die relative Helligkeit von Blau und Violett, die ebenfalls bei blauem Himmel am größten, im direkten Sonnenlicht am geringsten ist. Die Beziehung zwischen Farbe und Assimilation im absoluten Sinne aufzuhellen, lag nicht in der Absicht des Verfassers. Dazu wäre ja u. a. eine genaue Kenntnis der Energieverteilung in den verwandten Spektren und, wie mit Recht

hervorgehoben wird, auch des Einflusses der Lichtintensität auf die Assimilationsgröße in den verschiedenen Spektralbezirken notwendig gewesen. Daß die Schwärzungskurve bei Anwendung stärkeren Lichts auf eine so lange Strecke horizontal verläuft und im Grün keine Senkung aufweist, erscheint trotzdem und auch trotz der sehr beachtenswerten Bedenken, die Verf. gegen Engelmanns bekannte Gleichung E abs. = E ass. vorbringt, auffallend.

Von weiteren, wichtigen Ergebnissen der Arbeit seien noch folgende hervorgehoben: Die als Solarisation bezeichnete Erscheinung bei Blättern, die darin besteht, daß nach langer, intensiver Beleuchtung der Stärkegehalt wieder zurückgeht. Worauf dies beruht, bedarf noch näherer Untersuchung; es scheint, daß alle assimilatorisch wirksamen Lichtgattungen die Solarisation hervorrufen können und daß die Lichtmenge hierbei eine wichtige Rolle spielt. Ferner die Tatsache, daß ein Blatt noch genügend Licht durchläßt, um in einem direkt darunterliegenden Blatt Stärkebildung zu ermöglichen. Infolge der Solarisation ist es sogar möglich, in dem darunterliegenden Blatt an der Oberseite eine intensivere Stärkeproduktion zu erzielen, als an der Oberseite des direkt beleuchteten. Die Ergebnisse von Nagamatz bedürfen also einer Korrektur. H. Kniep.

Schade, A., Über den mittleren jährlichen Wärmegenuß von Webera nutans (Schreb.) Hedw. und Leptoscyphus Taylori (Hook.). Mitt. im Elbsandsteingebirge.

Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1917. **35**, 490—505.)

Über die Temperaturverhältnisse in Moosrasen, worüber bisher nur ganz spärliche Angaben vorlagen, hat Verf. schon früher (1912) Mitteilungen gemacht. Er stellte in den Jahren 1912 bis 1917 neue Messungen an und zwar einmal in einem Leptoscyphus Taylori-Rasen, der an einer schattigen N.-O.-Lage in der Sächsischen Schweiz gedieh und dann in einem Webera nutans-Rasen an einem südwärts gelegenen Felsgesims, nur etwa 50 Meter von dem Leptoscyphus-Standort entfernt.

Die Einzelheiten der Beobachtungen müssen im Original nachgelesen werden. Hier sei nur folgendes herausgegriffen. Als absolutes Maximum wurde in dem Webera-Rasen (30. August) 56,8° gemessen, die höchste bisher in der Natur in einem Moosrasen bekannt gewordene Temperatur, der am 1. März ein Minimum von —9,7° voranging, so daß das Moos Temperaturschwankungen bis 66,5° ausgesetzt war. Einen viel geringeren Wärmegenuß wies Leptoscyphus auf: Maximum 27°, Mi-

nimum —6^0. Wenn man die mittlere Jahrestemperatur der beiden Moosrasen berechnet, ergibt sich für Webera nutans $23{,}3^0$, für Leptoscyphus Taylori $6{,}2^0$. Damit konnte der große klimatische Unterschied der beiden Standorte, worauf Kraus in seiner Studie »Boden und Klima auf kleinstem Raume« für die Pflanzen des Wellenkalkes schon hingewiesen hat, auch für die Moose deutlich zum Ausdruck. Die Beobachtungen erklären uns das tiefe Herabsteigen der Gebirgspflanze Leptoscyphus und das kärgliche Gedeihen des Webera-Rasens an dem Standort, an dem eben für die Entwicklung der Webera keine optimalen Bedingungen herrschten.

Es wäre wünschenswert, wenn derartige, allerdings recht mühsame und darum wenig geschätzte Untersuchungen, in größerer Zahl angestellt würden, weil sie uns für die geographische Verbreitung der Pflanzen wie auch für die Erklärung des Vorkommens ganzer Genossenschaften sicher wertvolle Aufschlüsse geben und uns manches, was man in der Pflanzengeographie bisher als nackte Tatsache hinnahm, dem Verständnis näherbringen werden. K. Müller (Augustenberg).

Tobler, F., Ein neues tropisches Phyllosiphon, seine Lebensweise und Entwicklung.

Pringsh. Jahrb. 1917. **58,** 1—27. Mit 11 Textfig. u. 1 Taf.

Diese neue, Phyllosiphon asteriforme genannte Art wächst bei Amani (D.-Ostafrika) auf den Fiederblättern der Aracee Zamioculcas zamiifolia, wo sie während der ganzen Aufenthaltszeit des Verf.s von Oktober 1912 bis März 1913 bis 1,5 cm große runde Flecken bildete. Wahrscheinlich liegen während des ganzen Jahres zwei Generationen vor. Unter den Flecken, die durchweg nur auf der Blattoberseite hervortreten, lassen sich zwei Gruppen unterscheiden, die weniger häufigen, nicht angeschwollenen gewöhnlich auf alten Blättern und die polsterartig angeschwollenen, etwas kleineren, bei denen zur Reifezeit die Schläuche in Sternform deutlich hervortreten und auf die sich die nachfolgenden Angaben hauptsächlich beziehen. Die aus Zellulose bestehenden Wände verdicken sich im Alter sehr ungleich, zeigen dabei drei Schichten und sind wie bei Phytophysa Treubii von feinen Tüpfelkanälen durchsetzt, die wahrscheinlich »einen Verkehr des Schmarotzers mit dem Wirt nach Art von Plasmodesmen ermöglichen.« Zugleich beginnt von der Spitze her die Sporenbildung, die gewöhnlich mit einer Abtrennung des Schlauchstückes durch einen Zellulosepfropf verbunden ist. Die länglichen Aplanosporen besitzen einen großen flachen Chromatophor, »der Kern liegt stets an dem einen Ende.« Die frei gewordenen Sporen

gelangen aufs neue in die Spaltöffnungen und Interzellularräume jüngerer noch eingerollter Blätter, deren Unterseite also nach oben gekehrt ist. Künstliche Infektionen gelangen stets nur auf der Spaltöffnungen tragenden Unterseite, auf der Oberseite und den Blattstielen dagegen nicht, auch konnten die Sporen weder im hängenden Tropfen noch auf künstlichen Nährböden zur Keimung gebracht werden. Beim Auskeimen, das in ganzen Haufen erfolgt, entwickelt sich ein wurstförmiger Körper. Von den Keimlingen, die anfangs sehr wenig Chlorophyll, aber viel Stärke enthalten, pflegen nur 8 bis 10 lebensfähig zu bleiben und »auf eine solche Zahl geht demnach im Höchstfalle auch wohl die Bildung eines »Sterns« zurück.« Die Angaben von Buscalioni, besonders über die eigentümliche Fragmentation der Kerne werden bestätigt. Dagegen fand Verf. nichts, was sich als »Makrosporen«, wie sie Buscalioni zwischen den gewöhnlichen Aplanosporen gesehen haben will, hätte deuten lassen. Vielleicht liegen nur bündelförmig eng vereinigte Sporen vor.

Wo die Schläuche von Phyllosiphon mit dem Blattgewebe des Wirtes in Berührung kommen, schwillt dieses zu flach-polsterförmigen Gallen an. Die Kerne der Blattzellen erscheinen den Schläuchen oft auffallend genähert, der Stärkegehalt der Blattzellen nimmt ab und das Chlorophyll schwindet, so daß sich die Gallen von einem helleren Fleck abheben. Da die Schläuche später bis zum 50fachen ihres Durchmessers anschwellen, so wird das Gewebe in ihrer Umgebung vielfach zerdrückt und gezerrt. Das Ausbleiben der Gallenbildung bei den oben erwähnten Individuen der ersten Gruppe schiebt Verf. auf ungünstige Ernährungs- und Wachstumsverhältnisse. Es handelt sich hier immer um Infektionen älterer Blätter mit härterem, inhaltsärmerer Gewebe.

Biologisch steht die neue Art zwischen Phyllosiphon Arisari und Phytophysa Treubii. Von Ph. Arisari unterscheidet sie sich morphologisch durch ihren viel regelmäßigeren, kräftigeren Bau, die häufige »Wandbildung« bei der Fertilisierung und die länglicheren Sporen. Daß die »Phyllosiphonaceen« den Siphoneen nahe verwandt sind, scheint dem Verf. nicht zweifelhaft zu sein. P. Kuckuck.

Müller-Thurgau, H., und **Osterwalder, A.,** Weitere Beiträge zur Kenntnis der Mannitbakterien im Wein.

Centralbl. f. Bakt. II. 1917. **48,** 1. 1 Taf.

Ihrer ersten schönen Arbeit über die Weinbakterien[1] lassen Verff. hier eine zweite Reihe von Untersuchungen über denselben Gegenstand folgen.

[1]) Vgl. Zeitschr. f. Bot. 1913. **5,** 408.

Zunächst konnten sie aus einigen Rotweinen ein weiteres Mannitbakterium züchten, das sie wegen seiner Mittelstellung zwischen den beiden früher beschriebenen Arten Bacterium mannitopoeum und B. gracile als B. intermedium bezeichnen. Jenem gleicht es in seiner Gestalt und in gewissen chemischen Umsetzungen, die es hervorruft (Angriff auf Lävulose und Xylose), diesem durch das Verhalten gegenüber anderen Stoffen, insbesondere gegenüber Äpfelsäure und deren Salzen. Von B. mannitopoeum unterscheidet sich die neue Art durch Bildung von nur wenig Essigsäure aus d-Glukose, Galaktose, Rohrzucker, Maltose usw., durch stärkere Vergärung der Äpfelsäure und ihrer Salze, durch die Fähigkeit, Milchzucker, nicht aber l-Arabinose und Zitronensäure anzugreifen.

Vom B. Gayoni unterscheidet sich die neue Art nicht nur durch ungleiche Umsetzung von d-Glukose, Galaktose, Rohrzucker, Maltose, Raffinose, α-Methylglykosid, durch den Besitz der Fähigkeit Äpfelsäure und Malate zu vergären, sondern auch morphologisch: In gleichen Nährböden sind die Stäbchen des B. Gayoni durchwegs etwas dünner, die Fäden häufiger septiert nnd in Einzelglieder zerfallen, Stäbchen und Fäden weniger scharf umrissen als die des B. intermedium.

Nach den bisherigen Funden scheint B. mannitopoeum Obstweine, zumal säurearme, zu bevorzugen, in denen übrigens auch das in Rotwein gefundene B. intermedium, nach der Stärke des beobachteten Säureabbaus zu schließen, vielfach vorkommen dürfte. Wenigstens wurde in manchen Obstweinen mit starkem Säureabbau und mit dicken Bakterienstäbchen und -Fäden das B. gracile nicht gefunden, so daß der Schluß naheliegt, daß die gefundenen Stähchen dem B. intermedium, nicht dem zum Säureabbau wenig befähigten B. mannitopoeum angehörten. In Weißweinen wird, wie schon früher gefunden, der Säureabbau durch B. gracile, gelegentlich auch durch Mikrokokken hervorgerufen. B. Gayoni dürfte, als zur Vergärung von Äpfelsäure nicht befähigt, wesentlich auf säurearme zuckerreiche Weine und Obstweine beschränkt sein, wie es denn auch bisher wesentlich in Algierweinen gefunden worden ist. Behrens.

Giesenhagen, K., Über eine gallenartige Bindung an Antrophyum semicostatum Bl.

Ber. d. d. bot. Ges. 1916. **34,** H. 10, 802—807.

Die Mitteilungen des Verf.s machen mit einem neuen, aus Java stammenden Vertreter derjenigen abnormen Produkte des Pflanzenkörpers bekannt, die Thomas und der Ref. als Prozezidien bezeichnen

— zu den echten Gallen sie zu stellen verbietet der Mangel an ernährungsphysiologischen Beziehungen zwischen der »Wirtspflanze« und dem von ihrem Gewebe umwucherten fremden Organismus. Das dem Verf. vorliegende Objekt ist ein Wedel von Antrophyum semicostatum, an dessen Rand Eier eines nicht näher bestimmbaren Tieres sitzen: wie die Eichel in ihrer Kupula sitzen sie zu zwei Drittel ihrer Höhe in dem um sie gewucherten Pflanzengewebe, dessen Anatomie keine besonders auffälligen Abweichungen vom Normalen erkennen läßt.

Küster.

Neue Literatur.

Allgemeines.

Hertwig, O., Dokumente zur Geschichte der Zeugungslehre. Eine historische Studie. (Archiv f. mikrosk. Anatomie. Abt. II. *1917.* **90,** 168 S.)

Möbius, M., s. unter Zelle.

Zelle.

Möbius, M., Die Reduktionsteilung im Pflanzenreich. (Naturw. Wochenschr. *1917.* N. F. **16,** 715—719.)

Physiologie.

Biedermann, W., Fermentstudien. III. Mitt. Pepsin und peptische Verdauung. (Fermentforschung. *1917.* **2,** 1—57.)

Dewitz, J., Die für die künstliche Parthenogenesis angewandten Mittel als Erreger für andere biologische Vorgänge. (Biol. Centralbl. *1917.* **37,** 498—503.)

Harder, R., Über die Beziehung der Keimung von Cyanophyceensporen zum Licht. (Ber. d. d. bot. Ges. *1917.* **35,** [58]—[64]).

—, Über die Beziehung des Lichtes zur Keimung von Cyanophyceensporen. (Jahrb. f. wiss. Bot. *1917.* **58,** 237—295.)

Janse, J. M., Die Energieleistung des Protoplasten beim Wachsen der Zelle (Ebenda. 221—237.)

Karsten, G., Über die Tagesperiode der Kern- und Zellteilung. (Zeitschr. f. Bot. *1918.* **10,** 1—30.)

Lakon, G., Über die Festigkeit der Ruhe panaschierter Holzgewächse. (Ber. d. d. bot. Ges. *1917.* **35,** 648—653.)

Lundegårdh, H., Die Ursachen der Plagiotropie und die Reizbewegungen der Seitenwurzeln. II. (Lunds Univ. Årsskr. *1917.* N. F. Abt. 2. **15,** 66 S.)

Meyer, A., Das ergastische Organeiweiß und die vitülogenen Substanzen der Palisadenzellen von Tropaeolum majus. (Ber. d. d. bot. Ges. *1917.* **35,** 658—674.)

—, Die chemische Zusammensetzung des Assimilationssekretes. (Ebenda. 674—681.)

Molisch, H., Beiträge zur Mikrochemie der Pflanze. Nr. 8: Über organische kristallisierende Stoffe in Gentiana germanica Willd. (Ebenda. 653—658.)

Nordhausen, M., Zur Kenntnis der Saugkraft und der Wasserversorgung transpirierender Zweige. (Jahrb. f. wiss. Bot. *1917.* **58,** 295—335.)

Raabe, H., Les générations automnales chez l'Amoebidium parasiticum Cienk. (Trav. d. l. soc. d. sienc. d. Varsovie. III. classe d. sc. math. et nat. *1916.* Nr. 19, 45 S.)

Rippel, A., Bemerkungen über die vermeintliche Widerstandsfähigkeit des trockenen pflanzlichen Protoplasmas gegen wasserfreien Alkohol, Äther und andere Anästhetika. Als Beitrag zur Kenntnis der kolloidalen Eigenschaften pflanzlicher Membranen. (Biol. Centralbl. *1917.* **37,** 477—498.)

Sierp, H., Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Pflanzen. (Ber. d. d. bot. Ges. *1917.* **35,** [8]—[21.])

Sperlich, A., Jod, ein brauchbares mikrochemisches Reagens für Gerbstoffe. (Sitzgsber. kais. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. I. *1917.* **126,** 51 S.)

Talma, E. G. C., Het Verband tusschen de Temperatuur en den Lengtegroei van Wortels van Lepidium sativum. Diss. Utrecht. *1917.* 89 S.

Ökologie.

Heikertinger, F., Über die »Anlockungsmittel« der fleischigen Früchte. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. *1917.* **35,** 349—365.)

Fortpflanzung und Vererbung.

Correns, C., Ein Fall experimenteller Verschiebung der Geschlechtsverhältnisse. (Sitzgsber. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. *1917.* **51,** 685—717.)

Drude, O., Erfahrungen bei Kreuzungsversuchen mit Cucurbita Pepo. (Ber. d. d. bot. Ges. *1917.* **35,** [26]—[58.])

Renner, O., Artbastarde und Bastardarten in der Gattung Oenothera. (Ebenda. [21]—[26.])

—, Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. (Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. *1917.* **18,** 121—294.)

Cyanophyceen.

Harder, R., s. unter Physiologie.

Algen.

Hartmann, M., Die Kernteilung von Chlorogonium elongatum Dang. (Sitzgsber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin. *1916.* 347—351.)

—, s. **Schüßler, H.**

Pascher, H., Von der merkwürdigen Bewegungsweise einiger Flagellaten. (Biol. Centralbl. *1917.* **37,** 421—429.)

Schröder, B., Phytoplankton aus dem Schlawasee. (Ber. d. d. bot. Ges. *1917.* **35,** 681—695.)

Schüßler, H., Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Protozoenstudien. Aus dem Nachlaß herausgegeben von M. Hartmann. I. Über die Teilung von Scytomonas pusilla Stein. (Arch. f. Protistenkunde. *1917.* **38,** 117—125.)

Woloszyńska, J., Polnische Süßwasserperidineen. (Bull. Acad. Sc. Cracovie. cl. math.-nat. sér. B: Sc. nat. *1915.* 260—285.)

—, Beitrag zur Kenntnis der Algenflora Litauens. (Ebenda. *1917.* 123—130.)

—, Neue Peridineen-Arten nebst Bemerkungen über den Bau bei Gymno- und Glenodinium. (Ebenda. 114—122.)

Pilze.

Büren, G. von, Beitrag zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Protomyces inundatus Dangeard. (Mitt. natf. Ges. Bern. *1917*. 24 S.)

Fischer, E., Mykologische Beiträge: Ein neues Juniperus Sabina bewohnendes Gymnosporangium (G. fusisporum nov. spec.). Infektionsversuche mit Uromyces laevis Tranzschel auf Euphorbia Segnieriana. Infektionsversuch mit der Puccinia vom Typus der P. fusca auf Anemone montana. Weitere Versuche zur Frage der Vererbung der Empfänglichkeit von Pflanzen für parasitische Pilze. (Ebenda. [Bern. *1918*.] 58—95.)

Münch, E., Weitere Mitteilungen über Hexenringe. (Naturw. Zeitschr. f. Fors u. Landwirtsch. *1917*. **15**, 373—377.)

Angiospermen.

Hallier, H., Über Aublets Gattungen unsicherer und unbekannter Stellung und über pflanzengeschichtliche Beziehungen zwischen Amerika und Afrika. (Mededeelingen van's Rijks Herbar. Leiden. *1918*. Nr. 35. 33 S.)

Lehmann, E., und Snell, K., s. unter Angewandte Botanik.

Niessen, J., s. unter Angewandte Botanik.

Zade, A., s. unter Angewandte Botanik.

Pflanzengeographie. Floristik.

Braun-Blanquet, J., Das Geobotanische Institut Rübel. (Ber. d. Zürcherisch. bot. Gesellsch. *1917*. **13**, 4 S.)

Ginzberger, A., Gebiet des Monte Maggiore (Učka gora) bei Abbazia in Istrien. (Vegetationsbilder, herausgeg. von Karsten und Schenck. *1917*. 13. Reihe. Heft 5 und 6.)

Hallier. H., s. unter Angiospermen.

Palmgren, A., Studier öfver Löfängsområdena på Åland I—III. (Acta Societ. pro Fauna et Flora Fennica. **42**, Nr. 1, 633 S.)

Rübel. E., Anfänge und Ziele der Geobotanik. (Vierteljahrsschr. d. natf. Ges. Zürich. *1917*. **62**, 629—650.)

Wangerin, W., Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsverhältnisse der Moore Westpreußens. II. (Ber. westpreuß. bot.-zool. Verein. *1918*. **40**, 58—118.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

Müller, K., Vorausbestimmung und Eintreten der Peronosporakrankheit an den Reben. (Bad. Landwirtsch. Genossenschaftsblatt. *1917*. Nr. 16. 6 S.

Angewandte Botanik.

Crisamaz, A., Nährwert von Gemüse. (Österr. Gartenztg. *1917*. **12**, 161—168.

Dorstewitz, R., und Ottersbach, G., Drogenkunde. Sammlung Göschen. Nr. 413. Neudruck *1917*. 113 S.

Goeze, E., Die Kulturpflanzen der Alten Welt und jene der Neuen Welt. (Österr. Gartenztg. *1917*. **17**, 169—177.)

Hagem, O., Furuens og Granens Frosaetning i Norge. (Medd. fran Vestlandets Forstlige Forsøkstation. *1917*. **1**, 178 S.)

Heiduschka, A., Ölgehalt einiger forstlicher Samen. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. *1917*. **15**, 365—367.)

Hesselman, H., Studien über die Nitratbildung in natürlichen Böden und ihre Bedeutung in pflanzenökologischer Hinsicht. Schwedisch mit deutschem Résumé. (Medd. från Statens Skogsförsöksanstalt Stockholm. *1917*. Heft 13—14. 297 bis 528.)

—, On the effect of our regeneration measures on the formation of salpetre in the ground and its importance in the regeneration of coniferous forests. Schwedisch mit englischem Résumé. (Ebenda. 923—1076.)

—, Studien über die Verjüngungsbedingungen der nordländischen Kiefernheiden. Schwedisch mit deutschem Résumé. (Ebenda. 1221—1286.)

Lehmann, E., und **Snell, K.**, Die Gattung Ehrenpreis (Veronica). (Arb. d. deutsch. Landwirtschafts-Gesellsch. *1917*. Heft 280. 28 S.)

Neye, L., Die Pflanzenbaulehre. (Spezieller Acker- und Pflanzenbau.) Ein Lehrbuch f. landwirtschaftl. Schulen. Mit 14 Taf. farb. Pflanzenbilder und vielen Textabb. 6. Aufl. gr. 8^0. Hildesheim, H. Olms. *1917*. 244 S.

Niessen, J., Schaf- und Sumpfgarbe (Achillea). (Arb. d. deutsch. Landwirtschafts-Gesellsch. *1917*. Heft 280, 18 S.)

Puchner, Das Blatt der Kartoffelpflanze. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. *1917*. **15**, 337—349.)

Zade, A., Der Hafer. Eine Monographie auf wissenschaftlicher und praktischer Grundlage. Jena, G. Fischer. *1918*. 355 S. 31 Abb.

Verschiedenes.

Carlsson, A. B., Carl Adolph Agardh. Svensk biografiskt lexikon. Stockholm. *1917*. 16 S.

Statens Skogsförsöksanstalt, dess Tillkomst, Uppgift och Organisation. Stockholm. (Meddelanden från Statens Skopsförsöksansstalt. Stockholm. *1917*. Heft 13—14. 58 S.)

Svedelius, N., Jacob Georg Agardh. Svens biografiskt lexikon. Stockholm. *1917*. 7. S.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.

Über die Bewegung der Nostocaceen.

Von

Richard Harder.

Mit 8 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Eine Nostocpflanze bildet während des größten Teiles ihres Lebens eine unbeweglich am Orte liegende Kolonie. In gewissen Entwicklungsstadien löst sie sich aber in kriechende Fäden — Hormogonien — auf, welche, analog den Zoosporen der Algen, zur Verbreitung der Art dienen. Diese Hormogonien können wiederholt im Lebenszyklus eines Nostoc auftreten. Bei der Keimung der Spore entwickelt sich ein Keimling, der je nach den Außenbedingungen einen kompakten, ruhenden Fadenknäuel, oder einen geraden, alsbald auskriechenden Faden darstellt. Auch aus den kompakten Knäueln gehen früher oder später kriechende Fäden hervor. Diese primären Hormogonien setzen sich in späteren Lebensstadien fest und bilden eine Kolonie. Aus dieser entwickeln sich sekundäre Hormogonien, welche wiederum Kolonien bilden, aus denen tertiäre Hormogonien auskriechen und so fort, bis durch Sporenbildung der Kreis geschlossen wird.

So liegen die Dinge bei Nostoc. Etwas andere Verhältnisse findet man bei den Gattungen Anabaena und Cylindrospermum. Bei Anabaena kommen kriechende primäre Hormogonien vor, deren Beweglichkeit aber sehr bald erlischt. Alle oder fast alle Fadenzellen werden frühzeitig in Sporen umgewandelt, so daß es nicht zur Bildung von sekundären Hormogonien kommt. Nur die Spitze der Fäden vergrößert die Kolonie durch vegetatives Wachstum. Bei Cylindrospermum fehlen eigentliche Hormo-

gonien, weil die Fäden während ihres ganzen Lebens kriechfähig sind. Die Sporenbildung erfolgt lokal beschränkt und hebt die Bewegungsfähigkeit nicht auf. Die gebildeten Sporen werden unter günstigen Bedingungen abgeworfen und durch neue ersetzt. Es gibt bei Cylindrospermum demnach nur eine Aufeinanderfolge sporentragender und sporenfreier kriechfähiger Fäden, aber keinen Wechsel zwischen Hormogonien und ruhenden Kolonien.

Die drei Gattungen stimmen also darin überein, daß ihre Keimfäden beweglich sind.

Diese Beobachtungen wurden an Reinkulturen von Nostoc punctiforme, Anabaena variabilis und Cylindrospermum muscicola gemacht (Harder 1917). Ob sie für die ganzen Gattungen Gültigkeit haben, muß dahingestellt bleiben, doch dürfte das nach zerstreuten Literaturangaben wenigstens bei der Mehrzahl der Nostoc- und Cylindrospermum-Arten der Fall sein.

In der vorliegenden Untersuchung habe ich mir zur Aufgabe gestellt, die Physiologie dieser Bewegungserscheinungen näher zu untersuchen und dabei auch nach Möglichkeit Rückschlüsse auf die Mechanik ihres Zustandekommens zu machen.

Die Untersuchungen wurden nicht auf dem Objektträger, sondern direkt in der Kultur vorgenommen.

Die Algen wurden auf einem Mineralsalzagar (0,1% K_2HPO_4, 0,1% $MgSO_4$, 0,5% Ca $(NO_3)_2$, 1% Agar) gezogen, der sich in kleinen Esmarchschalen in einer Dicke von ungefähr einem halben Zentimeter befand. Der Agar wurde vor dem Plattenguß wiederholt im Dampftopf verflüssigt und langsam erkalten gelassen, so daß alle flockigen Teilchen sich am Boden absetzen konnten. Nur der klare, überstehende Teil wurde für die vorliegenden Zwecke verwendet. Die davon gegossenen Platten waren sehr gleichmäßig durchsichtig und nur ganz leicht getrübt. Die Kulturen wurden längere Zeit vor Beobachtungsbeginn mit einem Deckgläschen bedeckt und konnten so sehr bequem mikroskopiert werden. Gelegentlich wurden auch Kieselgallerte-Platten benutzt, die zwar ein wenig klarer waren als der Agar, dafür aber bedeutend schlechtere Entwicklung der Pflanzen bedingten.

I. Bewegungserscheinungen an den Keimfäden.

Bei oberflächlicher Beobachtung erhält man den Eindruck, als ob die Keimfäden stets erst eine gewisse Länge erreichen müßten, bevor sie bewegungsfähig werden und fortkriechen können. Tatsächlich beginnt aber die Bewegung schon viel früher als mit dem Ausschwärmen der primären Hormogonien. Schon bevor ein eigentliches Verlassen des Ortes stattfindet, sind die Fäden beweglich. Bereits an Keimlingen von nur 2 Zellen Länge kann man gelegentlich Bewegungen beobachten. Sicher vorhanden sind sie aber fast stets an nicht zu üppig ernährten Keimlingen von 4 oder mehr Zellen.

Das eine Ende des Fadens steckt dabei meistens in der derben Sporenhaut, das andere ragt hervor. Der Faden liegt eine Zeitlang ruhig da, kriecht dann aber plötzlich gradlinig ein Stück weit aus der Sporenhülle heraus. Häufig erlischt die Bewegung schon, bevor das hintere Ende den Sporenhals erreicht hat, also bevor der Faden die Spore ganz verlassen hat. Nach einiger Zeit setzt sie wieder ein, aber in umgekehrter Richtung. Der Faden kriecht wieder in die Sporenhülle zurück.

Ein Beispiel für diese Art der Bewegung gibt Tabelle 1 an einem sechzehnzelligen Faden von Anabaena variabilis. Die Beobachtung der Bewegung geschah mit Hilfe eines Okularmikrometers[1]. Der jeweilige Ort (ausgedrückt in Teilstrichen) an dem das Fadenende, und zwar das der Sporenbasis zugekehrte, sich befand, ist in der ersten Längsreihe der Tabelle 1 enthalten. Daneben steht die Zeit, zu welcher das Fadenende dort lag. Aus der Zeitdifferenz der beiden letzten Ablesungen (Reihe 3) ergibt sich die Geschwindigkeit des Fadens, die in Abteilung 4 in der Anzahl Sekunden, die für die Zurücklegung eines μ nötig war, berechnet ist. In der folgenden Spalte ist unter »Ruhe« verzeichnet, ob die Bewegung bei einem bestimmten Zeitpunkt zum Stillstand kam, und wie lange die Ruhe dauerte. Ein Blick auf die nächste Längsreihe zeigt, daß die Ruhe stets mit einem Richtungswechsel zusammenfiel. Der Halbkreis soll die Spore andeuten, in deren geöffnetem Ende

[1]) 1 Teilstrich = 1,333 μ.

Tabelle 1.

Kriechbewegung eines jungen Anabaena Hormogoniums am Sporeneingang. Fadenlänge 16 Zellen[1].

	Ort in Teilstrichen[2]	Zeit	Zeit für 5 Teilstriche	Zeit für 1 μ	Ruhe	Richtung	Sporenbasis	Sporenspitze	Bemerkungen
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
					ja	—			
1	0	4 h 45′ 55″				(→	0	15	
	5	46′ 20″	25″	4″		(→			
	10	46′ 55″	35″	5″		(→			
	15	47′ 55″	60″	9″		(→			
	20	48′ 30″	35″	5″		(→	13	25	
	23	51′ 00″		39″		—	15	30	Spore mitgeschleift, also Faden kriecht nicht ganz aus Spore heraus, nur 8 Teilstr. von Basis entfernt.
2	20	51′ 15″		4″		(←			
	15	51′ 45″	30″	5″		(←			
	10	52′ 15″	30″	5″		(←	10		
	5	53′ 05″	50″	8″		(←	5		
	0	54′ 25″	80″	12″		(←	0		
	— 5	56′ 20″	115″	18″		(←	— 5	+ 10	
	— 7	57′ 40″		31″		(←	— 7		
	— 7	57′ 55″		∞	15″	—	— 7	+ 8	Spore über Anfangsstellung zurückgeschoben.
3	0	59′ 10″		9″		(→	0		Spore geht mit.
	5	59′ 45″	35″	5″		(→	4		Spore bleibt etwas zurück.
	10	5 h 1′ 05″	50″	8″		(→	5		Spore bleibt fast liegen.
	15	3′ 00″	115″	18″		(→	6		
	15	3′ 15″		∞	15″	—	6	21	
4	10	3′ 35″	20″	3″		(←	4		Spore bewegt sich auch, aber langsamer als der Faden.
	5	4′ 35″	60″	9″		(←	2		
	0	5′ 55″	80″	12″		(←	0		Jetzt Sporenbasis vom Faden erreicht
	— 5	7′ 35″	100″	15″		(←	— 5		
	— 7,5	8′ 50″		23″		(←	— 7,5	+ 7,5	
5	0	9′ 60″		7″		(→	0	15	Spore bis jetzt mitgenommen, bleibt nun aber zurück.
	5	11′ 30″	90″	14″		(→	2,5		
	7,5	12′ 50″		25″		(→	3		

[1]) Auch kürzere Fäden führten gleiche Bewegungen aus.
[2]) Des Fadenendes, das der Spore zugekehrt ist.

Tabelle I (Fortsetzung).

Ort in Teilstrichen	Zeit	Zeit für 5 Teilstriche	Zeit für 1 μ	Ruhe	Richtung	Sporenbasis	Sporenspitze	Bemerkungen
1	2	3	4	5	6	7	8	9
5	13′ 05″		5″		(←	3	18	Spore bleibt zunächst noch liegen, geht dann mit.
0	13′ 40″	35″	5″		(←	0		
— 5	14′ 30″	50″	8″		(←	— 5		
— 10	16′ 10″	100″	15″		(←	— 10		
— 11	16′ 60″		39″		(←	— 11		
— 11	17′ 15″		∞	15″	—	— 11	+ 4	
— 5	17′ 55″		5″		(→	— 5	+ 10	Spore bis jetzt mitgezogen.
0	19′ 05″	70″	10″		(→	— 3		Spore bleibt zurück.
5	20′ 50″	105″	16″		(→	— 2		
10	22′ 20″	90″	14″		(→	3		
11	23′ 20″		46″		(→			
11	23′ 45″		∞	35″	—	3	18	
10	23′ 50″		4″		(←			
5	24′ 25″	35″	5″		(←			
0	24′ 50″	25″	4″		(←			
— 5	25′ 35″	45″	7″		(←	— 5	+ 10	

der Faden sich in der Pfeilrichtung bewegte. Ein einfacher Strich in dieser Abteilung bedeutet, daß der Faden ruhte. Die Lage der Sporenbasis und ihrer Spitze (offenes Ende) ist in den beiden nächsten Reihen protokolliert.

Der Versuch zeigt folgendes: Der Faden lag ruhig im Gesichtsfeld, sein hinteres Ende berührte den Grund der Sporenhülle, der bei Teilstrich 0 der Mikrometerskala lag, während ihr offenes Ende sich bei Teilstrich 15 befand. Um 4 Uhr 45 Min. 55 Sek. begann der Faden aus der Spore heraus zu kriechen, um 4 h 46′ 20″ war sein hinteres Ende bei Teilstrich 5 angelangt, 35″ später bei 10 usw. Die Zeit, die er brauchte, um 1 μ zurückzulegen, wurde rasch größer, die Anfangsgeschwindigkeit von 4″ war bald weniger als die Hälfte und schließlich blieb der Faden ganz liegen (4 h 51′ 00″ bei Teilstrich 23). Dann setzte er sich plötzlich wieder rasch in Bewegung, nun aber in umgekehrter Richtung. Die Anfangsgeschwindigkeit war wieder relativ hoch und flaute langsam ab, nach 6′ 25″ (4 h 57′ 40″) brauchte der Faden zur Zurücklegung eines μ die

achtfache Zeit wie beim Beginn der Bewegung. Dann blieb er 15″ völlig bewegungslos liegen. Er setzte sich darauf wieder mit erhöhter Anfangsgeschwindigkeit in Gang, dieses Mal wieder in der Richtung aus der Spore heraus, kam nach langsamer werdender Bewegung zur Ruhe, verharrte darin einige Zeit und kroch wieder in die Spore zurück. Der gleiche Vorgang, für den die Tabelle nur noch einige weitere Belege enthält, wiederholte sich noch unzählige Male. Stets war dabei die Geschwindigkeit bei Beginn der Bewegung (größte Geschwindigkeit = 1 μ in 3″) bedeutend größer als am Ende (langsamste Bewegung 1 μ in 46″).

Die Bewegung des Fadens hatte bei Teilstrich 0 begonnen und war bei Teilstrich 23 zur Ruhe gekommen. Als der Faden sich dann in umgekehrter Richtung wieder davon machte, hätte man erwarten können, daß seine Bewegung wieder bei Teilstrich 0 aufhören würde. Das trat aber nicht ein, sondern der Faden kroch noch bis Teilstrich — 7 weiter, legte also einen 7 Teilstriche größeren Weg zurück, als auf dem Herausweg aus der Spore. Auf dem nun folgenden Herausweg wurden 22 Teilstriche zurückgelegt, auf dem zugehörigen Rückweg 22,5, dann aber nur 15 Teilstriche usw. Der zurückgelegte Weg war also nicht immer genau der gleiche, sondern hatte verschiedene, wenn auch nicht übermäßig stark wechselnde Länge. Die für die Wege gebrauchte Zeit war der Entfernung entsprechend auch verschieden. Die Durchschnittsgeschwindigkeit für je 1 μ schwankte aber in nur geringem Maße.

Dagegen ist ein auffallender Unterschied in der Bewegungsgeschwindigkeit des Fadens auf dem Heraus- beziehungsweise Hineinweg zur Sporenhülle vorhanden. Auf dem Wege aus der Spore heraus war die Anfangsgeschwindigkeit im Mittel 6″, d. h. daß der Faden im Durchschnitt 6″ brauchte, um 1 μ zurückzulegen. Auf dem umgekehrten Wege war seine Geschwindigkeit dagegen während der Zurücklegung der ersten Teilstriche größer, er brauchte im Mittel nur 4″. Die Anfangsgeschwindigkeit auf dem Wege aus der Spore heraus war also kleiner als auf dem Rückwege. Ebenso verhält es sich mit der Gesamtgeschwindigkeit auf dem ganzen Wege. Im Durchschnitt

waren zum Durchkriechen eines μ beim Herausweg 12″, beim Hineinweg 10″, nötig. Bei anderen Fäden, die hier im Einzelprotokoll nicht wiedergegeben sind, wurden ähnliche, z. T. noch kontrastreichere Werte gefunden, z. B. Anfangsgeschwindigkeit auf dem Wege aus der Spore heraus 8,1″, auf dem Rückweg 2,4″.

Ob dieser verschiedenen Geschwindigkeit auf den entgegengesetzten Wegen eine Bedeutung beizumessen ist, können erst weitere Beobachtungen zeigen. An älteren Fäden habe ich diesen Unterschied nicht beobachtet. Die älteren Keimfäden kriechen aber auch nicht in die Sporenhülle zurück, sondern bewegen sich außerhalb derselben in einer der beschriebenen im übrigen völlig analogen Weise hin und her. Der Geschwindigkeitsunterschied scheint demnach seinen Grund in der Lage des Fadens in der leeren Sporenhülle zu haben. Wie später gezeigt werden soll, kommt die Bewegung der Fäden durch Verquellung von Schleim zustande, und es ist vielleicht anzunehmen, daß derselbe bald die Sporenhülle ausfüllt und dann keine günstigen Quellungsbedingungen in ihr findet, so daß die Bewegung aus der Spore heraus langsamer erfolgt als umgekehrt.

Wir haben festgestellt, daß der Faden bei Beginn der Beobachtung mit seinem Ende bei Teilstrich 0 den Boden der Sporenhülle berührte, bei der Rückbewegung in dieselbe kroch er aber bis Teilstrich — 7 weiter. Daraus geht hervor, daß die Sporenhülle nicht ruhig am Platze liegen geblieben sein konnte. Beim Zurückkriechen des Fadens in die Sporenhülle schob er diese nämlich ein Stück weit vorwärts, ehe er seine Bewegung einstellte. Aus Tabelle 1 ist ersichtlich, daß die Vorwärtsbewegung der Sporenhülle bereits begann, bevor der Faden ihren Grund erreicht hatte. Offenbar war die Sporenhülle stark mit Schleimmassen ausgefüllt, und der auf diese ausgeübte Druck des vorwärtskriechenden Fadens genügte schon, um die Hülle in Bewegung zu setzen.

In einigen Fällen rutschte die Sporenhülle auch ein kurzes Stück hinter dem aus ihr herauskriechenden Faden her. Neben anderen Gründen, die hier nicht diskutiert werden sollen, da sie hypothetischer Natur sind, mag auch hierfür der Schleim in irgend einer Weise wirksam gewesen sein.

Da der Faden fähig ist, die leere Sporenhülle ein Stück weit zu verschieben, muß die Bewegung mit einer gewissen Kraft erfolgen, die nicht vor jedem Hindernis gleich Halt macht. Ähnliches beobachtete ich auch bei jungen Fäden von Cylindrospermum muscicola, wenn sie in die Sporenhülle zurückkrochen. In einem Falle war die Hülle durch irgendein Hindernis festgelegt. Als nun der Faden mit seiner Spitze die Basis der Sporenhülle erreicht hatte, die sich nicht fortschieben ließ, krümmte er sich in derselben zusammen. Es war also auch hier eine Kraft bei der Vorwärtsbewegung nicht unerheblich tätig, die nicht allein am Vorderende des Fadens liegen kann, sondern auch in der Mitte oder am hinteren Ende wirken muß, da sonst ein Umbiegen der Spitze bei Hemmung unmöglich wäre.

Mit zunehmendem Alter wurde der Aktionsradius der Fäden größer. Während bei der der Tabelle 1 zugrunde liegenden Beobachtung der Faden bei seinen Bewegungen mit dem einen Ende überhaupt nicht aus der Sporenhülle herauskam, entfernten sich ältere Fäden ein beträchtliches Stück von der Sporenhülle, kamen dann aber wiederum zur Ruhe, kehrten um und krochen mit erhöhter Anfangsgeschwindigkeit auf genau der gleichen Bahn, auf der sie die Spore verlassen hatten, wieder in die Hülle zurück.

Je älter die Fäden wurden, desto gleichmäßiger wurde sein Tempo, die Gegensätze in der Geschwindigkeit an den verschiedenen Stellen des Weges wurden geringer. Der Faden kroch auch nicht immer in die Sporenhülle zurück, sondern kehrte oft schon vor derselben wieder um, oder auch das der Hülle zugewandte Ende drang nicht in dieselbe ein, sondern schob sich seitlich an ihr vorbei, und die Umkehr kam erst zustande, wenn der Faden sich schon ein Stück jenseits der Sporenbasis befand.

Einen Beleg für diese Art der Bewegung enthält Tabelle 2, in der die Beobachtungen über die Bewegungen eines älteren, 32 zelligen Keimlings von Cylindrospermum muscicola wiedergegeben sind. Die Art der Bewegung ist im übrigen nicht wesentlich von der von Anabaena variabilis (Tabelle 1) verschieden. Auf rasches Ankriechen folgt Verlangsamung, dann Ruhe und Umkehr mit gleichem Tempo. Die Stelle, an der die Umkehr

Tabelle 2.

Kriechbewegung eines 32zelligen Hormogoniums von Cylindrospermum muscicola.

Lage der Spore: Basis bei Teilstrich 40, offenes Ende (Hals) bei 60.

	Ort in Teilstrichen	Zeit	Zeit für 1 µ	Richtung	Bemerkungen
	1	2	3	4	5
	25	33′ 25″	2″	→	Faden läuft hart neben der Spore. Sein hinteres Ende liegt links von der Spore, seine Spitze rechts.
	30	40″	4″		
	35	55″	4″		
	40	34′ 15″	5″		
	45	40″	6″		
	50	60″	5″		
	55	35′ 20″	5″		
	60	45″	6″		Hinteres Fadenende jetzt auf der Höhe des Sporenhalses. Faden entfernt sich nun von der Spore.
1	65	36′ 05″	5″		
	70	35″	8″		
	75	37′ 00″	6″		
	80	30″	8″		
	85	38′ 05″	9″		
	90	38′ 40″	9″		
	95	39′ 20″	6″		
	100	40′ 10″	13″		
	107	41′ 00″	13″	→	Hinteres Fadenende weit nach rechts von der Spore entfernt. Umkehr.
	100	41′ 10″	1,8″	←	
	95	25″	4″		
	90	45″	8″		
	85	42′ 05″	5″		
	80	25″	5″		
	75	45″	5″		
2	70	43′ 05″	5″		
	65	30″	6″		
	60	55″	6″		Spitze des Fadens neben dem Sporenhals.
	55	44′ 15″	5″		
	50	40″	6″		
	45	45′ 00″	5″		
	40	30″	8″		
	?	?	?	←	Der Faden kehrt um, während seine Spitze neben der Basis der Spore ankommt. Vorher war er weit darüber hinausgekrochen.

Tabelle 2 (Fortsetzung).

	Ort in Teilstrichen	Zeit	Zeit für 1 μ	Richtung	Bemerkungen
	1	2	3	4	5
3	45	45′ 50″	?	(⟶	
	50	60″	2,5″		
	55	46′ 20″	5″		
	60	35″	4″		
	65	60″	6″		
	70	?	?		
	75	47′ 40″	5″		
	80	48′ 10″	8″		
	85	35″	6″		
	90	49′ 00″	6″		
	95	30″	8″		
	100	50′ 15″	11″		
	110	51′ 50″	12″	(⟶	Ende weit von der Spore nach rechts entfernt. Umkehr.
4	100	?	?	(⟵	
	95	52′ 20″	4″		
	90	35″	4″		
	85	45″	2,5″		
	80	55″	2,5″		
	75	53′ 05″	2,5″		
	70	20″	4″		
	65	45″	6″		
	60	54′ 00″	4″		
	55	15″	4″		
	50	35″	5″		
	45	50″	4″		
	40	55′ 10″	5″		Jetzt an der Stelle angelangt, wo vorher Umkehr stattfand. Bewegung geht aber weiter.
	35	55′ 25″	4″		
	30	40″	4″		
	25	60″	5″		
	20	56′ 15″	4″		
	15	35″	5″		
	10	50″	4″		
	5	57′ 10″	5″		
	0	30″	5″		Faden ist jetzt schon 40 Teilstriche nach links über die Basis der Spore hinausgekrochen, trotzdem geht die Bewegung noch weiter. Genaue Messung nicht mehr möglich, da die Skala überschritten ist.

Tabelle 2 (Fortsetzung).

	Ort in Teilstrichen	Zeit	Zeit für 1 µ	Richtung	Bemerkungen
	1	2	3	4	5
4	— 20	0′ 0″			
	?	20″			Rand des Gesichtsfeldes.
	?	2′ 0″			Bewegung wird langsam.
	?	40″		(←	Umkehr weit links von der Spore.
5	?	3′ 40″		(→	Rand des Gesichtsfeldes.
	0	5′ 40″			
	5	6′ 00″	5″		
	10	20″	5″		
	15	40″	5″		
	20	7′ 00″	5″		
	25	20″	5″		
	30	45″	6″		
	35	8′ 05″	6″		
	40	30″	6″		
	45	55″	6″		
	50	9′ 20″	6″		
	55	40″	5″		
	60	10′ 05″	6″		
	65	35″	8″		
	70	11′ 05″	8″		
	75	40″	9″		
	80	12′ 25″	11″		
	85	60″	9″		
	89	13′ 20″	6″	(→	Umkehr
	85	30″	3″	(←	
	80	45″	4″		
	75	14′ 00″	4″		

erfolgte, war durchaus nicht immer die gleiche, am Ende des zweiten Weges z. B. lag sie direkt neben der Spore, nach dem vierten Weg aber weit außerhalb des Gesichtsfeldes, mindestens 100 Teilstriche von der Spore entfernt, eine in der Tabelle 2 nicht mehr aufgenommene weitere Umkehr lag ebenfalls außerhalb des Gesichtsfeldes; auch die Umkehrungen auf der anderen Seite der Spore waren an unregelmäßigen Stellen, nämlich bei Teilstrich 107, 89, 110 und 89.

Eine größere Reihe weiterer Beobachtungen ergab im wesent-

lichen wieder dasselbe. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sich die Keimfäden von Cylindrospermum muscicola und Anabaena variabilis — und nach hier in Tabellenform nicht wiedergegebenen Feststellungen auch die von Nostoc punctiforme — in dauernder Hin- und Herbewegung im Sporeneingang oder seiner Nähe befinden. Besonders bei sehr jungen Stadien ist die Bewegung sehr ruckweise, d. h. auf eine Ruheperiode folgt plötzlich heftiges Vorwärtskriechen, das bald langsam wird und zum Stillstand kommt. Dann beginnt die Bewegung wieder in umgekehrter Richtung. Bei älteren Hormogonien ist die Bewegung gleichmäßiger und ihre Reichweite größer.

II. Bewegungserscheinungen an den Hormogonien[1].

A. Umkehr ohne sichtbaren äußeren Anlaß.

Das geschilderte Hin- und Herbewegen der Fäden in der Nähe der Spore ist nur in den allerfrühesten Lebensstadien zu beobachten. Später entfernen sich die Hormogonien vollständig von der Sporenhülle. Sie kriechen dann meistens völlig ohne Bewegungsumkehr in unveränderter Richtung fort.

Den direkten Übergang vom »pendelnden« Zustand zum freibeweglichen habe ich nicht beobachten können. Er wird sehr stark gefördert durch einseitig einfallendes Licht. Die Fäden verhalten sich gegen Licht von wenigen bis mehreren Hundert Kerzen positiv phototaktisch, der einseitige Lichtreiz unterdrückt also die im vorigen Kapitel beschriebenen Umkehrbestrebungen. Schon zwei bis vierzellige Keimlinge, die in diffusem Lichte »pendeln«, kriechen bei einseitiger Beleuchtung in gerader Linie ohne Umkehrungen auf die Lichtquelle hin. Die Fäden sind also auch schon auf dieser Entwicklungsstufe, auf der sie normalerweise noch keine weite Strecke zurücklegen, zu einseitig gerichtetem Kriechen befähigt.

Vollkommen fehlen nun allerdings die bisher beschriebenen, anscheinend »autonomen« Umkehrungen auch den älteren Fäden nicht, sie sind aber bei ihnen nur sehr selten und nur unter gewissen Bedingungen zu beobachten.

[1]) Die folgenden Beobachtungen wurden, wenn nicht ausdrücklich anders bemerkt, an Nostoc punctiforme gemacht.

Sie treten z. B. zuweilen in sehr alten Kulturen auf, in denen die Zellen der Fäden gelegentlich Hypertrophien aufweisen. Öfter findet man sie an sekundären[1] oder noch später entstandenen Hormogonien. Es besteht also eine gewisse Übereinstimmung mit dem Aufheben des Richtungswechsels bei den Oscillarien, bei denen Fechner (S. 356) ein Häufigerwerden mit zunehmendem Alter feststellte. Durch ungünstige Außenbedingungen wird der Vorgang stark gefördert. Als solche sind unter anderem sehr schwaches und sehr intensives Licht zu betrachten. Z. B. wechselte ein Faden, der bei einer Beleuchtung mit 50 Kerzen eine Stunde unverändert kroch, seine Richtung bei 3 Kerzen Beleuchtung in 20 Minuten dreimal, bei 16000 Kerzen in gleicher Zeit fünfmal.

Bei der »autonomen« Umkehr älterer Fäden hört der Faden nicht plötzlich auf sich zu bewegen, sondern es tritt, wie bei den Keimlingen, eine Verminderung der Geschwindigkeit ein, meistens folgt dann eine mehr oder weniger lange Ruhe und darauf die Umkehr. Während aber die Keimlinge sofort maximale Geschwindigkeit haben und dann ziemlich rasch wieder langsam werden, kriechen die freien Hormogonien ganz langsam an und erreichen erst allmählich ihre normale Geschwindigkeit (vgl. Tabelle 3, Beispiel 1), die so lange ziemlich konstant bleibt, bis die nächste Umkehr wieder eintritt.

Ziemlich häufig wurde auch beobachtet, daß im Anschluß an die Umkehr die allmähliche Geschwindigkeitserhöhung über die normale Durchschnittsgeschwindigkeit hinaus bis zu einem Maximum stieg und dann nach längerer oder kürzerer, niemals jedoch mehr als einige Minuten währender Zeit, wieder zur Durchschnittsgeschwindigkeit sank (Tabelle 3, Beispiel 2 und 3).

Umkehrungen ohne äußere Veranlassung habe ich niemals an gut ernährten, primären Hormogonien, von denen Tausende in nicht zu alten Kulturen anläßlich reizphysiologischer Untersuchungen beobachtet wurden, gefunden.

Sehr gut und bequem kann man das an Fäden konstatieren, die in kreisförmiger Bahn kriechen. Bewegung in einer Kreisbahn (Harder 1917, Fig. 45) tritt besonders in alten Kulturen ohne sichtbare äußere Ursache auf. Vermutlich spielt Anhäufung

[1]) Über den Begriff vergleiche die Einleitung.

Tabelle 3.

Zeitliche Verteilung der Geschwindigkeit sekundärer Hormogonien von Nostoc punctiforme bei autonomer Umkehr der Bewegung.

Beispiel Nr.	1	2	3
Geschwindigkeits-Anzahl Sekunden für einen Weg von 6,665 μ.	10, 10, 10 } normale Geschwindigkeit.	14, 15, 14, 14, 14,5 } Normale Geschwindigkeit.	∞ Ruhe, autonome Umkehr.
	14,5, 22, 30 } 66,5″ Verlangsamung.	16,5, 18, 19, 22, 24 } 99,5″ Verlangsamung.	39, 22 } 61″ Beschleunigung.
	∞ 7″ Ruhe, autonome Umkehr	∞ 33″ Ruhe, autonome Umkehr	17, 15, 14 } 35″ Beschleunigung über die Durchschnittsgeschwindigkeit hinaus.
	25, 12 } 37″ Beschleunigung.	20, 17 } 37″ Beschleunigung.	13 13″ maximale Geschwindigkeit.
	10, 10, 10 } Normale Geschwindigkeit.	11,5, 11, 11,5, 11,5, 11,5 } 57″ maximale Geschwindigkeit.	16, 17, 18, 20 } 71″ Abfall zur normalen Geschwindigkeit.
		12, 13 } 25″ Abfall zur normalen Geschwindigkeit.	19, 18, 18, 18,5, 19, 19, 18, 18,5, 19 } Normale Geschwindigkeit.
		14, 13, 14, 14, 15, 14, 14 } normale Geschwindigkeit.	

von Stoffwechselprodukten für ihre Entstehung eine Rolle. Frisch ausgeschlüpfte Hormogonien sind im allgemeinen vollkommen gerade, nach einigen Tagen beginnen die Fäden, in ähnlicher Weise wie es Fechner für Oscillarien beschrieben hat, bogenförmige Bewegungen auszuführen. Die Bogen haben

anfangs einen großen Radius, der aber später kleiner wird, so daß die Kultur ein lockiges Aussehen erhält. Einzelne Fäden beschreiben schließlich vollkommene Kreise, so daß sich das Vorderende nnd das Hinterende des Fadens berühren. Bei langen Fäden kann der Faden sogar mehrmals um sich selbst geringelt sein. Die Bildung solcher »Drehfäden« wird durch senkrecht von oben oder von unten auf die Kultur fallendes Licht gefördert. Durch das senkrechte Licht wird das Bestreben der Fäden, sich phototaktisch einseitig auf der Agaroberfläche vom Orte zu entfernen, aufgehoben, während stark von einer Seite einwirkendes Licht die Hormogonien in eine bestimmte Richtung lockt und die Bildung der Kreise verhindert.

Solche Fäden sind für Dauerbeobachtungen natürlich sehr geeignet, weil sie den Ort, an dem sie liegen, nicht verlassen. Ihre Bewegung hält bei schwacher Beleuchtung tagelang an. Ich habe sie häufig im Mikroskop eingestellt und bei Dauerbeleuchtung am Tage in Abständen von ungefähr einer Viertelstunde und gelegentlich auch nachts in größeren Zeitabständen beobachtet. Stets bewegten sich die Fäden tagelang in unveränderter Richtung.

B. Umkehr durch Außenfaktoren.

1. Umkehr des ganzen Fadens.

Außer durch anscheinend »autonome« Faktoren kann eine Umkehr der Bewegung der Nostoc-Hormogonien durch Einflüsse, die von der Außenwelt ausgehen, hervorgerufen werden. Dauernde mechanische Hemmung wirkt in diesem Sinne ein. Stößt ein kriechender Faden z. B. auf eine leere Sporenhaut oder ähnliches, so sucht er zunächst, das Hindernis bei Seite zu schieben. Gelingt ihm das nicht, so schiebt er sich meistens durch den Druck der hinteren Zellen zu einem schwach gebeulten, schlangenähnlichen Gebilde zusammen. Wenn trotz aller Kraftanstrengung ein Vorwärtskommen unmöglich bleibt, schaltet der Faden seine Bewegsrichtung um und kriecht rückwärts davon. Diese Richtung wird nun dauernd beibehalten. bis ein neuer Reiz abermalige Umkehr bewirkt.

Als Anlaß zur Umkehr kommen auch Lichtreize in Betracht, wie z. B. plötzliche längere Verdunkelung eines Fadens im Gesichtsfeld des Mikroskopes. Nach Wiederherstellung des Lichtes sieht man dann, daß der Faden in umgekehrter Richtung kriecht.

Die Geschwindigkeitsverteilung ist dabei folgende: Der Faden kriecht mit einer bestimmten Geschwindigkeit. Nun wird er verdunkelt. In den ersten Augenblicken kriecht er unverändert weiter, nach einigen Sekunden wird seine Bewegung aber langsam und hört allmählich ganz auf. Bis dahin vergehen ungefähr 10 bis 20 Sekunden. Er kriecht nun nicht sofort in umgekehrter Richtung zurück, sondern bleibt zunächst am Orte liegen. Erst nach 1 bis 2 Minuten — die Zeit ist bei Wiederholung des Versuches mit dem gleichen Hormogonium unter gleichen Bedingungen stets fast auf die Sekunde genau die gleiche — setzt er sich dann langsam rückwärts wieder in Bewegung[1].

2. Umkehr einzelner Teile eines Fadens.

a) Nach mechanischer Hemmung.

Die Umkehr der Bewegung verläuft nicht immer so einfach wie es eben geschildert wurde. Sowohl bei mechanischer Hemmung als auch bei Reizung durch Lichtwechsel kommt es vor, daß nicht das ganze Hormogonium, sondern nur ein Teil davon umkehrt. Das ist besonders bei langen Exemplaren der Fall.

Trifft ein solcher Faden beim Kriechen auf ein Hindernis, so bleibt oft die Umkehr der Bewegung vorübergehend oder dauernd auf die vorderen Zellen beschränkt.

In einem bestimmten Fall wurde folgendes beobachtet. Ein 44 Zellen langes Hormogonium von Nostoc punctiforme kroch in gleichmäßiger Weise gerade aus. Das wurde ungefähr 10 Minuten lang verfolgt. Darauf geriet der Faden mit seiner Spitze in eine leere Sporenhülle, die sich nicht wegschieben

[1]) Diese sich im Dunkeln abspielenden Vorgänge wurden durch vorzeitige Unterbrechung der Dunkelheit mit völliger Sicherheit in mehreren Tausenden von Versuchen, die zu anderen Zwecken ausgeführt wurden, festgestellt.

ließ. (Vgl. die schematische Darstellung in Abb. 1) Der Faden arbeitete dem Widerstand entgegen, da seine Spitze aber nicht vorwärts kam, so bildete sich 8 Zellen hinter ihr eine seitliche Ausbeulung, die immer größer wurde. Das hintere Ende schob, die vorderen 8 Zellen lagen ruhig, der Beulungspunkt an der neunten Zelle wurde seitwärts vorwärts geschoben, so daß er schließlich auf der Höhe der Spore lag. Die vorderen 8 Zellen waren dabei allmählich wie ein Hebel, dessen Drehpunkt die Berührungsstelle mit der (im Schema rechten) Kante der Sporenhülle bildete, mit ihrem Vorderteil aus der Spore herausgedrückt worden. Damit war die Spitze wieder frei und hätte nun ungehindert vorwärts kriechen können. Das trat aber gegen Erwarten nicht ein. Die gemeinsame Bewegungsrichtung aller Zellen des ganzen Fadens war aufgehoben, nur die 36 Zellen hinter der Beule hatten noch ihre alte Richtung, die vorderen 8 befanden sich in Rückwärtsbewegung. In Folge des durch die Beulung entstandenen Winkels trat eine kombinierte Seitwärtsbewegung des ganzen Fadens ein, die senkrecht auf der ursprünglichen Richtung stand. Die Beulungsstelle bildete jetzt die Spitze des Fadens, die beiden Enden legten sich langsam parallel zueinander und bildeten die nachschleifenden »Schwänze«. Als der Faden durch Verdunkelung zur Umkehr gebracht wurde, schaltete jeder Teil seine Bewegung um, so daß nun zwei parallele Vorderenden mit der Beulungsstelle als Hinterende resultierten. Diese Bewegungsart behielt der Faden in der nächsten Viertelstunde, während der er noch beobachtet wurde, bei.

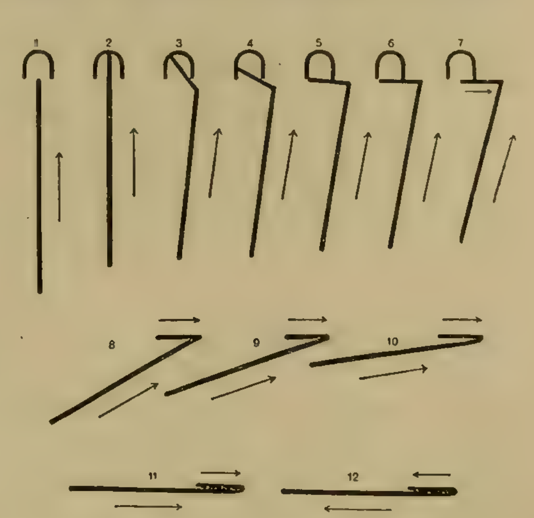


Abb. 1. Schematische Darstellung teilweiser Umkehr eines Hormogoniums von Nostoc punctiforme bei mechanischer Hemmung der Spitze.

Durch die mechanische Hemmung war also der vordere Teil des Fadens zur Umkehr veranlaßt worden, während das Hinterende dadurch unbeeinflußt blieb.

Nicht immer behielt das Hinterende seine selbständige Richtung bei, sondern zuweilen kroch es zunächst in der alten Weise vorwärts, schaltete aber später seine Bewegung ebenfalls noch um, so daß wieder alle Teile des Fadens gleichgerichtetes Bewegungsbestreben hatten.

In Tabelle 4 ist eine Anzahl solcher Umkehrungen durch mechanische Hemmung wiedergegeben. Bei den mit { versehenen Aufzeichnungen gelang es, den Faden wiederholt gegen das Hindernis zu jagen, die Beobachtungen wurden also am gleichen Exemplar gemacht. In der Tabelle sind auch die Zeiten mitgeteilt, die zwischen den einzelnen Phasen der Umkehr verstrichen (Reihe 4 und 6).

Tabelle 4.

Umkehr von Hormogonien von Nostoc punctiforme nach mechanischer Hemmung ihrer Bewegung.

Zellenzahl des Fadens	Anzahl der Zellen, welche nach der Hemmung umkehren	Anzahl der Zellen, welche nach der Hemmung zunächst nicht umkehren	Anzahl Sekunden, nach denen die unter 2 genannten Zellen umkehren	Kehren die unter 3 genannten Zellen später um?	Zahl der Sekunden, welche die unter 3 genannten Zellen später umkehren als die unter 2
1	2	3	4	5	6
16	16	0	105	—	—
{17	8	9	85	ja	40
{17	8	9	85	ja	35
{17	17	0	430	—	—
17	8	9	100	?	?
18	9	9	140	ja	300
25	6	19	100	nein	—
{37	17	20	130	ja	?
{37	17	20	115	ja	145
40	20	20	120	nein	—
50	12	48	145	nein	—
70	13	57	85	nein	—
94	10	84	35	nein	—

In einem Fall trat die Umkehr der voraufkriechenden Spitze des Fadens schon nach 35″ ein, bei den anderen Beobachtungen war diese Zeit aber länger. Selten war sie kürzer als 1 Minute, meist schwankte sie um ungefähr 2 Minuten, konnte aber auch noch länger sein (430″). Der hintere Teil des Fadens, der

seine alte Richtung zunächst noch beibehalten hatte, schaltete bei manchen Beispielen seine Bewegung gar nicht um, in anderen Fällen nach ganz verschiedenen Zeiten (zwischen 35″ und 300″). Teilweise kehrten auch alle Zellen sofort um. Die Anzahl der an der Spitze zuerst umkehrenden Zellen war immer kleiner als die der zunächst noch weiter vorwärts kriechenden hinteren. Sie schwankt in der Tabelle zwischen 6 und 20. Eine Beziehung zwischen der Länge der Fäden und der Zahl der umkehrenden Zellen des Vorderendes sowie der Zeit, welche verstreicht bis ihre Spitze umkehrt, scheint nicht zu bestehen. Es ist dagegen ein Verhältnis in der Art der Reaktion zur Fadenlänge zu erkennen. Kurze Fäden kehren meistens völlig um; bei solchen mit einigen Dutzend Zellen reagiert das Vorderende zunächst selbständig, der Rest der Zellen, deren Zahl meist nur unwesentlich größer ist als die der umgekehrten Spitzenzellen, ändert nach mehr oder weniger langer Zeit seine Bewegung ebenfalls. Bei langen Fäden bleibt dagegen die Umkehr häufig auf die Spitzenzellen beschränkt, der Hauptteil des Fadens kriecht in der alten Richtung unverändert vorwärts, wobei das kurze Vorderende in der in Abb. 1 schematisch dargestellten Weise an den Hauptteil anklappt.

b) Durch Lichtreize.

Ähnliche Verhältnisse wie bei der mechanischen Hemmung findet man häufig auch bei der Reaktion auf Verdunkelung.

Ein Faden kriecht z. B. in einer bestimmten Richtung und wird darauf verdunkelt. Bei Aufhebung der Dunkelheit sieht man dann, daß nicht der ganze Faden umgekehrt ist, sondern nur ein Teil desselben. Der Rest, es kann das das größere oder kleinere, das vordere oder hintere Ende sein, hat aber seine alte Bewegung beibehalten. Die beiden Fadenenden bewegen sich also nun in entgegengesetzter Richtung. Befindet sich das ehemalige Vorderende in Rückwärtsbewegung, das hintere nicht, so kriechen die beiden Teile gegeneinander. Die Folge davon ist ein Druck auf die Mitte, der zu einer seitlichen Ausbeulung des Fadens an der Stelle führt, an der die beiden verschiedenen Bewegungen aufeinander stoßen.

Ähnlich wie bei dem schon beschriebenen Fall bei der mechanischen Hemmung legen sich die beiden Teile dann schließlich parallel aneinander und die Beulungsstelle wird zur Spitze.

Anders wird das Bild, wenn der ursprünglich voran(kriechende Fadenteil seine alte Bewegung beibehält, aber der hintere Teil umkehrt. Die beiden verschieden reagierenden Enden suchen sich dann voneinander zu entfernen, und es entsteht ein entgegengesetzt gerichteter zentrifugaler Zug im Faden. Sind die beiden Teile ungleich groß, so wird im allgemeinen das längere Ende ausschlaggebend für die schließlich einzuschlagende Richtung des ganzen Fadens. Das kürzere Ende gibt nach längerer oder kürzerer Zeit seine selbständige Bewegungsbestrebung auf, es kehrt seine Richtung um, und der Faden ist nun wieder in allen seinen Teilen von der gleichen Bewegungsbestrebung erfüllt. Sind aber die beiden entgegengesetzt arbeitenden Fadenteile gleich groß, so entsteht ein oft lange anhaltender Kampf zwischen ihnen. Der Faden liegt dann gestreckt am Ort und führt sehr kurze, ruckweise Bewegungen bald in der einen, bald in der anderen Richtung aus. Die Reichweite dieser Bewegungen ist nur außerordentlich kurz, sie beträgt meist nur Bruchteile eines μ. Es wurde beobachtet, daß solche Fäden, statt wie es normalerweise der Fall ist, 1 bis 2 Minuten nach Beginn der Verdunkelung ihre Bewegung fortzusetzen, bis zu 10 Minuten leicht ruckend am Orte liegen können. Schließlich »erlahmt« dann doch meistens eine Hälfte und nimmt die gleiche Bewegung wie die andere an.

Es kann aber auch zuweilen — besonders ist es bei langen Fäden so — ein Zerreissen des Fadens eintreten. Jeder Bruchteil ist dann ein sofort selbständiges Hormogonium, das völlig normal kriecht und reagiert. Ein Zerreißen ist natürlich hauptsächlich dann zu erwarten, wenn die entgegengesetzt gerichtete Bewegung auf gleichgroße Teile des Fadens verteilt ist. Es kommt aber auch vor, wenn der eine Teil bedeutend größer ist als der andere. So wurde ein etwa 12 Zellen langes Hormogonium beobachtet, das auf Verdunkelung stets seine Bewegungsrichtung umkehrte; an seinem einen Ende traten zu Beginn der Bewegung aber häufig eigenartige Zuckungen auf,

die nicht recht erklärbar waren. Das trat längere Zeit bei jeder erneuten Reizung ein, bis sich plötzlich an dem abnormen Ende zwei Zellen loslösten und davonkrochen und zwar in entgegengesetzter Richtung wie der größere Teil des Fadens. Offenbar war das Bewegungsbestreben in diesen beiden Zellen schon dauernd ein anderes gewesen als das im Hauptteil, hatte aber nicht zur freien Entfaltung kommen können. Der Zweizellfaden verhielt sich bei allen folgenden Reizungen normal wie jedes andere, längere Hormogonium.

Ein Nostoc-Hormogonium ist danach nicht als ein unter allen Umständen einheitliches, in allen seinen Teilen gleichmäßig reagierendes Gebilde aufzufassen.

Das selbständige Verhalten der beiden Enden kann sich bei wiederholten Lichtreizungen in der verschiedensten Weise äußern. Es können die beiden Enden, wenn sie einmal entgegengesetztes Bewegungsbestreben haben, bei jeder Reizung ihre Bewegungsrichtung umkehren, oder sie können sich unregelmäßig verhalten, indem bald der eine, bald der andere Teil durch Umkehr reagiert. Dadurch kommt dann zeitweise wieder eine gleichgerichtete Bewegung im ganzen Faden zustande. Schließlich kann aber auch nur der eine Teil des Hormogoniums dauernd oder unregelmäßig seine Richtung wechseln, der andere aber unverändert in alter Richtung kriechen. Es kann also ein Teil eines Fadens durch Umkehr auf Reize reagieren, die für den anderen Teil völlig ohne Wirkung sind!

c) Zeit und Ort des Beginns der Bewegung.

Die Bewegung beginnt in einem gut und einheitlich reagierenden Faden in allen Teilen gleichzeitig, bei den eben geschilderten, örtlich verschieden gestimmten Hormogonien ist das aber nicht immer der Fall. Es ließ sich wiederholt feststellen, daß der zeitliche Beginn der Bewegung in den beiden Enden verschieden war. Die Zeitdifferenz war, wenn sie überhaupt auftrat, im allgemeinen gering — Bruchteile einer Sekunde bis einige Sekunden — deshalb war sie auch nicht immer mit Sicherheit zu erkennen. Sehr augenfällig war der Unterschied im Reaktionsbeginn jedoch nach einigen Reizungen

bei denen das eine Ende nach Aufhebung der Verdunkelung schon in Bewegung war, während das andere noch ruhte und erst später zu kriechen begann. Die Bewegung ging dabei teils vom einen, teils vom anderen Fadenende aus. Der Beginn der Bewegung ist also nicht an ein bestimmtes Fadenende geknüpft und steht auch nicht in Beziehung zur zuletzt innegehabten Bewegungsrichtung.

Bei den bisher mitgeteilten Beobachtungen war die Reaktion nur an den Enden des Hormogoniums verschieden. Der physiologische — nicht morphologische! — Zerfall des Fadens in selbständig sich bewegende Abschnitte kann aber noch weiter gehen. Auch die mittlere Region kann sich selbständig gegenüber den Enden verhalten.

Bei dem in Tabelle 5 protokollierten Hormogonium wurde nach den ersten 4 Verdunkelungen das schon bekannte Verhalten festgestellt: verschiedene Reaktion an den beiden Enden a und b. Nach Reizung 5 ruhte nach Aufhebung der Verdunkelung der ganze Faden. Nach etwa 10″ begann deutliche

Tabelle 5.
Verschiedene Reaktion an drei verschiedenen Teilen eines Hormogoniums von Nostoc punctiforme auf Verdunkelung.

Reizung Nr.	Umkehr erfolgt im Teile			Bewegungsbeginn durch
	a	b	c	
1				
2	nein	nein	?	a
3	nein	ja	?	a
4	ja	ja	?	?
5	ja	ja	nein	c
6	ja	ja	nein	?
7	ja	nein	nein	?
8	ja	ja	nein	a
9	ja	nein	ja	b und c

Bewegung, aber nicht an einem der beiden Enden des Fadens, sondern in seiner Mitte. Der mittlere Teil, der in der Tabelle 5 und Abb. 2 mit c bezeichnet ist, setzte sich selbständig in Bewegung und zwar in der Richtung, die der ganze Faden vor der Verdunkelung hatte (Abb. 2, 5a). Die beiden Enden des Fadens blieben dadurch völlig unbeeinflußt, sie ruhten. Erst

nach mehr als einer vollen Minute begann auch bei ihnen die Bewegung und zwar in umgekehrter Richtung wie vor der Verdunkelung, also auch in entgegengesetzter Richtung wie die Mitte. Während der nächsten drei Reizungen behielt die Mitte ihre Bewegungsrichtung bei, während das Fadenende a jedesmal, das Ende b zweimal seine Richtung änderte. Der Ort des Beginnens der Bewegung konnte dabei nicht jedesmal festgestellt werden, in einem Fall lag er am Ende a. Nach der neunten Verdunkelung änderte die Mitte des Fadens ihre Richtung und begann ihre Bewegung gleichzeitig mit dem Ende b, das nicht umkehrte, während a später mit Umkehr folgte. Nach Abb. 2, 9 führten jetzt alle 3 Teile die gleiche Bewegung aus.

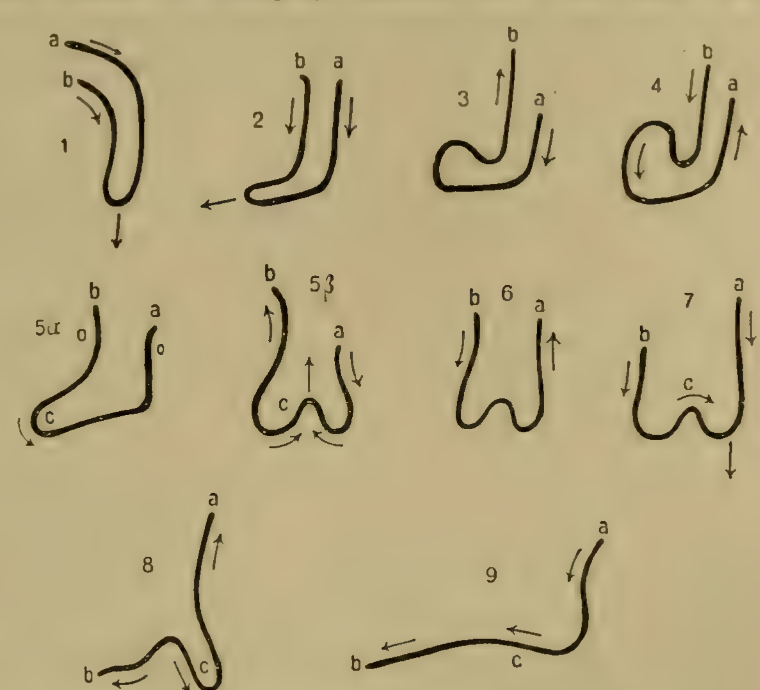


Abb. 2. Schematische Darstellung der Bewegung eines Hormogoniums von Nostoc punctiforme im Anschluß an Verdunkelungsreize.

Drei verschiedene Regionen des Fadens verhielten sich also sowohl bezüglich des Eintritts der Umkehr als des zeitlichen Beginnes der Bewegung verschieden.

Die Schlüsse, die aus der Gesamtheit dieser Beobachtungen zu ziehen sind, sollen erst im allgemeinen Teil besprochen werden.

d) Versuche, die Bewegungsweise der Hormogonien künstlich sichtbar zu machen.

Zur besseren Erkenntnis der Bewegung von Oscillarien hat Fechner seine Untersuchungen teils in Burritusche angestellt,

teils — im Anschluß an Correns, Siebold u. a. — das Verhalten kleiner, künstlich auf den Faden aufgetragener Fremdkörperchen beobachtet, welche mit dem Schleim des Fadens verklebt waren.

Eine Wiederholung, derartige Versuche mit Nostoc-Hormogonien, die ich zur näheren Aufklärung ihrer Bewegungsweise anstellte, führten zu keinem Ziel.

In der Burritusche konnte das Vorhandensein von Schleim — den man übrigens bei günstiger Beleuchtung auch gelegentlich in Präparaten ohne Tusche sieht — deutlich festgestellt werden, die Menge des von den relativ dünnen (2,5 bis 3 μ) Hormogonien ausgeschiedenen Schleims war aber zu gering, um Gegensätze in den verschiedenen Teilen der Fäden klar hervortreten zu lassen. Die »Körnchenmethode«, für die Fechner eine Aufschwemmung von feinst zerriebenem Indigo benutzte, ergab bei Nostoc deshalb keine Resultate, weil die Indigokörner überhaupt nicht am Schleim hafteten. Verschiedene Variationen, unter anderem auch das Bestreuen mit trockenem Indigopulver waren ebenfalls ergebnislos. Auch andere Farbstoffe und Zigarrenaschepulver klebten nicht.

D. Einfluß der Außenbedingungen auf die Geschwindigkeit.

Die Nostoc-Hormogonien kriechen im allgemeinen mit ziemlich gleichmäßiger Geschwindigkeit. Wenigstens sind die Schwankungen nicht so stark, daß sie für das mikroskopierende Auge direkt sichtbar sind. Bei genauer Messung findet man jedoch, daß die Geschwindigkeit stets etwas wechselnd ist, wie aus den weiter unten mitgeteilten Tabellen hervorgeht.

Jedes einzelne Hormogonium macht bezüglich der Geschwindigkeit im Laufe seiner Entwicklung eine gewisse Periode durch. Die eben frei gewordenen Fäden kriechen noch relativ langsam, sie werden allmählich schneller, bewegen sich dann längere Zeit mit maximaler Geschwindigkeit und gehen mit zunehmender Verdickung ihrer Zellen wieder in langsameres Tempo über, um schließlich ganz zur Ruhe zu kommen.

Die Kriechgeschwindigkeit wird deutlich beeinflußt durch die Außenbedingungen, von denen die Einwirkung des Lichtes und der Temperatur genauer untersucht wurde.

a) Einfluß des Lichtes.

Zur Untersuchung des Lichteinflusses auf die Geschwindigkeit der Hormogonien wurden die Mineralsalzagarkulturen auf dem Mikroskoptisch in der gewohnten Weise von unten her beleuchtet. Alle Blenden und Kondensoren wurden entfernt und nicht der Hohl-, sondern der Planspiegel des Beleuchtungsapparates benutzt. Dadurch war eine hinreichend genaue Berechnung der Lichtintensität möglich, welche die auf der Oberfläche des Agars befindlichen Fäden traf. Der Lichtverlust durch den ganz leicht trüben Agar blieb unberücksichtigt, ebenso die Strahlenabsorption durch ein parallelwandiges Kühlgefäß mit Wasser, das stets zwischen Lichtquelle und Mikroskop aufgestellt war. Diese Verluste sind auch gleichgültig, da bei jedem Versuch immer nur die Beobachtungen an der gleichen Kultur bei unveränderter Stellung des Kühlgefäßes benutzt wurden. Selbstverständlich wurde für einen Versuch der gleiche Algenfaden verwendet. Beobachtet wurde mit starker Vergrößerung, wobei die Geschwindigkeit des Fadens an einer Okularskala (1 Teilstrich = 1,333 μ) abgelesen wurde.

Die Änderung der Lichtintensität geschah auf zweierlei Weise.

Die Lichtquelle befand sich in einem lichtdichten schwarzen Pappkasten, welcher an einer Seite einen Ausschnitt hatte. Hinter der Öffnung war eine kreisförmige Metallscheibe angebracht, deren vier rechtwinklige Sektoren beweglich waren, so daß in der Scheibe verschieden große Ausschnitte herstellbar waren, durch die das Licht hindurchgehen konnte. Durch einen Elektromotor wurde die Scheibe in Rotation versetzt, so daß sie ungefähr 2000 Umdrehungen in der Minute machte. Nach dem Talbotschen Gesetz kann man durch Verstellung der Ausschnitte in der rotierenden Scheibe verschiedene, genau bestimmbare Lichtintensitäten herstellen.

Diese Methode war nur für mittlere Lichtstärken verwendbar, weil starkkerzige Lampen zu groß waren, um in dem Kasten untergebracht zu werden. Bei ihnen mußte deshalb der Abstand zwischen der Lampe und dem Mikroskop verändert werden, um verschiedene Intensitäten zu erzielen.

Als Lichtquelle dienten eine 80 kerzige Wotan-Centra-Lampe, sowie eine 1250 kerzige Halbwatt-Projektionslampe. Bei beiden

Tabelle 6.

Geschwindigkeit primärer Hormogonien von Nostoc punctiforme bei Beleuchtung von verschiedenen Lichtintensitäten.

Licht-intensität M.-K.	Versuch Nr.									Anzahl Sekunden, die zur Zurücklegung eines Weges von 6,665 μ nötig sind.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
20000								5,1	5,6	
16000							6,7			
11834						6,3			6,2	
10000										
5000										
2500										
2000					8,9					
1250										
1000	9,6	11,4			9,3					
840				8,8		8,0				
806,2			13,3							
500		10,7			9,5					
250										
201,5			13,9							
190				9,0		8,4		5,7		
125		12,2			10,1					
117							6,8			
100,8			14,4							
62,5		16,0								
44,8			19,8							
34					12,2					
31				10,0		9,0	8,8	7,3	7,4	
22,4			25,0							
20	15,2									
17					19,1					
15,6		20,1								
8,9			35,4							
7,8										
5									8,7	
3							22,8	9,6	9,5	
	R	R	R	R	E	E	E	E	E	

Lampen liegt die leuchtende Fläche in einer Ebene und ist relativ klein.

Die Kulturen wurden vor dem Versuche 24 Stunden lang verdunkelt.

Bei einem Vorversuch vor der rotierenden Scheibe brauchte ein Faden bei voller Beleuchtung mit 1000 M.-K. zur Zurücklegung

von 5 Teilstrichen (= 6,665 μ) durchschnittlich[1] 9,6 Sekunden. Das Licht wurde darauf auf $^1/_{50}$, also 20 M.-K. abgedrosselt, die Geschwindigkeit war jetzt 15,2″ für 5 Teilstriche. (Bei allen folgenden Angaben, wie auch in den Tabellen, wird der Zusatz »für 5 Teilstriche« weggelassen werden; die als Maß für die Geschwindigkeit angegebene Zeit bedeutet aber stets die für Zurücklegung von 5 Teilstrichen erforderliche.)[2] Es war also bei schwächerem Licht die Bewegung des Fadens wesentlich langsamer. Nun wurde ein anderer Faden untersucht, bei dem noch einige Zwischenintensitäten eingeschaltet wurden (Vers. No. 2 der Tabelle 6). Die Anfangsgeschwindigkeit bei 1000 Kerzen betrug 11,4″. Bei Herabsetzung der Lichtstärke auf $^1/_8$ (125 M.-K.) war sie 12,2″, die Zeit war also um 0,8″ verlängert; bei Verminderung auf $^1/_{16}$ (62,5 M.-K.) war sie 16,0″, also um weitere 3,8″ verlängert, und bei $^1/_{64}$ Vollicht (15,6 M.-K.) war die Geschwindigkeit um weitere 4,1″ gesunken, so daß die Zeit jetzt 20,1″ betrug. Die Geschwindigkeit des Fadens nahm also nicht proportional der Lichtstärke ab, sondern bei schwachem Lichte rascher als bei starkem.

Das zeigt besonders deutlich der Versuch 3, der in Abb. 3 graphisch dargestellt ist. Auf der Abscisse sind die Lichtintensitäten abgetragen, auf der Ordinate die Sekundenzahl, die zur Zurücklegung von 5 Teilstrichen nötig war. Bei Abfall des Lichtes von 806 auf 201 M.-K., also um $^3/_4$, war die Geschwindigkeit kaum verändert. Sie sank nur von 13,3 auf 13,9″. Bei der nun folgenden Erniedrigung der Lichtstärke um die Hälfte (auf 100 M.-K.) betrug die Abnahme 0,5″, sie ist also schon relativ größer als bei dem stärkeren Licht, aber doch nur mäßig. Nun wurde der Faden bei weiterer Abnahme des Lichtes rasch langsam. Bei 45 M.-K. war seine Geschwindigkeit nur noch 19,8″, die Zeit war also bei weiterem Sinken der Lichtintensität um etwas mehr als die Hälfte um 5,4″ verlängert, bei abermaliger Halbierung der Lichtstärke um 5,2″ auf 25″ und schließlich bei Verminderung des Lichtes um weitere $^3/_5$ auf 9 M.-K sank die Zeit um 10,4″ auf 35,4″. In Prozenten

[1]) D. h. als Mittel aus mindestens 10, meist mehr als 20 Ablesungen.

[2]) Es ist also hier »Geschwindigkeit« nicht im üblichen Sinne gemeint: zurückgelegte Wegstrecke pro Zeiteinheit —, sondern: pro Wegeinheit gebrauchte Zeit.

ausgedrückt verringerte sich die Geschwindigkeit bei Herabsetzung der Intensität um 75% bei starkem Licht (806—201 M.-K.) um nur 4,5%, dagegen bei 59,1% Lichtveränderung bei schwacher Beleuchtung (22—9 M.-K.) um 29,5%. Während der Faden den Intensitätsunterschied zwischen 800 und 200 Kerzen (im Hinblick auf die Geschwindigkeit) kaum zu empfinden schien,

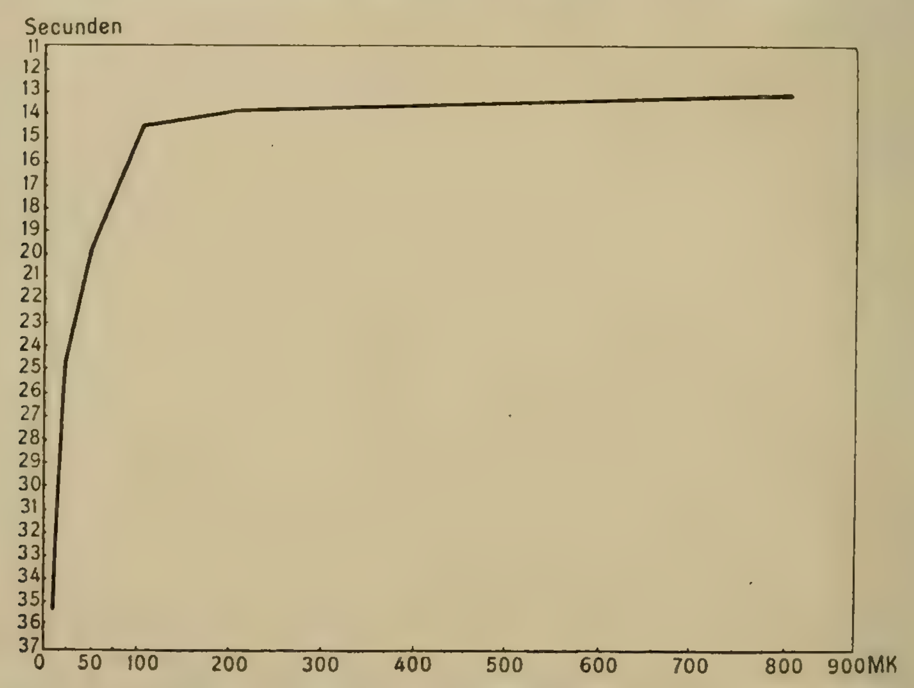


Abb. 3. Geschwindigkeit eines Hormogoniums von Nostoc punctiforme bei verschiedenen Lichtintensitäten.

wurde er durch den sowohl absolut wie prozentual geringeren Abstand zwischen 22 und 9 Kerzen sehr stark beeinflußt.

Bei noch schwächerem Licht war ebenfalls noch eine starke Verringerung der Geschwindigkeit der Fäden zu beobachten. Versuch 9 ist ein Beispiel dafür. Bei Verminderung der Lichtstärke von 5 auf 3 Kerzen war noch eine deutliche Verlangsamung des an sich rasch kriechenden und wenig empfindlichen Fadens feststellbar. Bei einigen 100 Kerzen würde die schwache Differenz von 2 Kerzen überhaupt nicht mehr bemerkbar sein. Tiefer als 3 Kerzen konnte mit der Lichtintensität nicht herabgegangen werden, weil bei noch schwächerem Licht das Mikroskopieren mit starker Vergrößerung unmöglich ist. Schon bei 3 M.-K. war es für das Auge so anstrengend, daß eine längere Beobachtung ausgeschlossen war.

Bei den bisher besprochenen Versuchen war die größte Lichtintensität 1000 M.-K. Weitere Verstärkung des Lichtes bedingte, wie zu erwarten war, nur sehr langsam ansteigende Geschwindigkeitserhöhung. Bei Versuch 5 stieg durch Verdoppelung der Lichtstärke von 1000 auf 2000 M.-K. die Geschwindigkeit nur um 0,4″ = 4,4%, während der gleiche Faden bei schwachem Licht bei 100%iger Zunahme des Lichtes von 17 auf 34 M.-K. um 6,9″ = 56,7% rascher wurde. Noch stärker tritt der geringe Einfluß sehr starken Lichtes in den Versuchen 7 und 8 hervor, in denen die Erhöhung der Lichtstärke von 117 auf 16 000 M.-K. (13575%) beziehungsweise von 190 auf 20 000 M.-K. (10427%) nur geringe Steigerung der Schnelligkeit der Fäden (nämlich 1,5 bzw. 11,7%) hervorrief (Abb. 4).

Die Versuche wurden nicht in der Weise angestellt, daß mit starkem oder schwachem Licht begonnen wurde und dann in gleichmäßig an- oder absteigender Linie zum stärkeren oder schwächeren Licht fortgeschritten wurde, sondern es wurde völlig regellos irgend eine Intensität herausgegriffen, darauf eine beliebige höhere oder niedrigere gewählt, dann wieder die Schnelligkeit bei der Anfangsintensität nachgeprüft und in ähnlicher Weise weiter, so daß der Versuchsfaden völlig regellos nacheinander den verschiedensten Intensitäten ausgesetzt wurde. Dabei mußte sich dann mit Sicherheit ergeben, daß nicht »autonome« Schnelligkeitsänderungen der Fäden, Erschlaffungen oder ähnliches die gefundenen Beziehungen vortäuschten.

Tabelle 7.

Geschwindigkeit eines primären Hormogoniums von Nostoc punctiforme bei verschiedenen Lichtintensitäten.

	Lichtintensität			
	3 M.-K.	31 M.-K.	117 M.-K.	16000 M.-K.
Geschwindigkeit		[1] 7,9″		
	[2] 19,9″	[3] 8,2″		
	[4] 25,3″	[5] 8,5″		[6] 7,0″
			[7] 6,8″	
		[8] 7,7″	[9] 6,8″	[10] 6,7″
		[11] 11,4″		[12] 6,9″
				[13] 6,7″
				[14] 6,2″
Mittelwert	22,6″	8,8″	6,8″	6,7″

Zum Beleg lasse ich in Tabelle 7 das Protokoll der einzelnen Durchschnittswerte des Versuches 7 folgen. Die erste Beobachtung fand bei 31 M.-K. statt, die zweite bei 19,9 usw. in der Reihenfolge der in jedem Fach oben links angegebenen kleinen Ziffer.

Die Schwankungen in den Einzelwerten sind darauf zurückzuführen, daß die Fäden überhaupt nicht mit vollkommen gleichmäßiger Geschwindigkeit krochen, sondern ihr Tempo dauernd etwas wechselten. Solche Unregelmäßigkeiten waren vor allem bei schwachem Licht sehr groß. Tabelle 8 zeigt das genauer. Sie gibt einen kleinen Teil der Einzelbeobachtungen des Versuches 3 wieder.

Tabelle 8.

Geschwindigkeit eines primären Hormogoniums von Nostoc punctiforme bei verschieden starkem Licht.

	Lichtintensität 806,2 Mk.-K.	Lichtintensität 22,4 Mk. K.
Anzahl Sekunden für 5 Teilstriche (6,665 p.)	14	21
	14	44
	13	52,5
	12	40,5
	12	35
	12,5	36
	12,5	29
	11	35
	12	29
	12	31
	12	26
	13	29
	14	28
	11	20
	14	26
	12,5	24
	12	30
	Mittel 12,6	Mittel 31,5

Bei intensivem Licht kroch der Faden ziemlich regelmäßig, seine Schnelligkeit schwankte aber immerhin um 27 % des Wertes, Minimum und Maximum (in der Tabelle unterstrichen) traten aber wiederholt innerhalb der zugrunde liegenden Beobachtungszeit auf. Bei schwachem Licht betrug die Schwan-

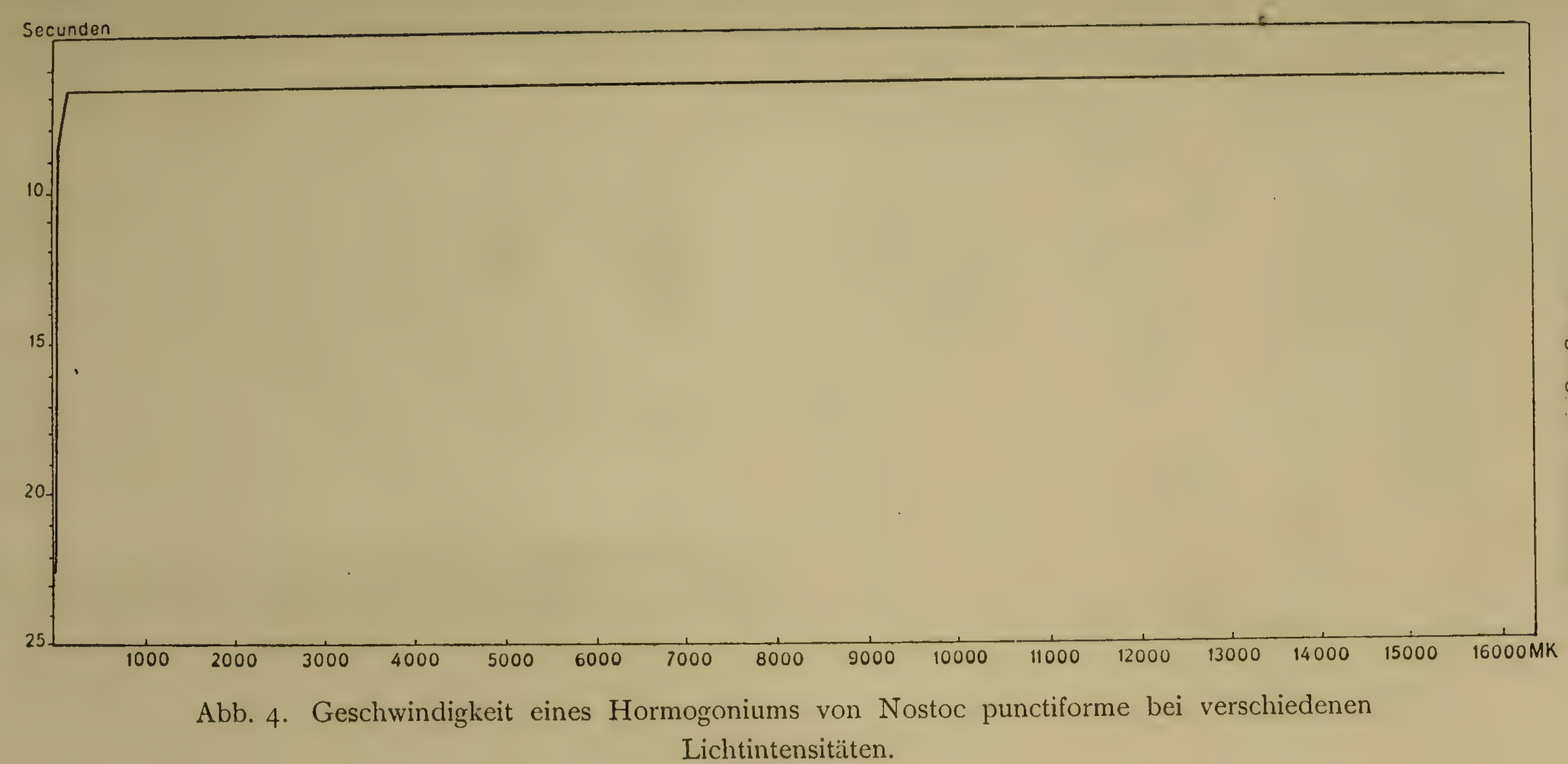


Abb. 4. Geschwindigkeit eines Hormogoniums von Nostoc punctiforme bei verschiedenen Lichtintensitäten.

kung dagegen 162% des Minimums. Maximum und Minimum stellen nur einmal erreichte Extreme dar. Um bei diesen starken Unterschieden zu brauchbaren Mittelwerten zu gelangen, waren natürlich sehr viele Einzelbeobachtungen nötig. In anfänglicher Unkenntnis dieser Verhältnisse hat sich bei Versuch 2 daher ein zweifellos falscher Wert für die Intensität 500 M.-K. eingeschlichen, der wohl auf zu geringe Anzahl von Einzelmessungen zurückzuführen ist.

Der hier wiedergegebene Einzelauszug stellt gleichzeitig unter allen Versuchen den extremsten der beobachteten Fälle dar. Meistens waren die Schwankungen geringer. Besonders bei hellem Licht liefen die Fäden oft mit fast völlig konstanter Geschwindigkeit, bei geringem Licht waren aber stets mehr oder weniger große Gegensätze in den Augenblickswerten vorhanden.

Die Tabelle 6 zeigt, daß übereinstimmend bei allen Fäden die Kriechgeschwindigkeit bei starkem Licht in geringerem Maße von Intensitätsveränderungen beeinflußt wurde, als bei schwachem Licht. Die einzelnen Fäden waren aber deutlich verschieden empfindlich. Während z. B. der Faden des Versuches 7 bei Verminderung des Lichtes von 16000 auf 3 M.-K. seine Geschwindigkeit um ungefähr das Dreifache des Anfangswertes verringerte, variierte die Schnelligkeit des Fadens im Versuch 9 zwischen 20000 und 3 M.-K. noch nicht einmal um das Doppelte.

Der bisher geschilderte Unterschied in der Schnelligkeit bei starkem und schwachem Licht war überhaupt nicht bei allen Fäden vorhanden. Nur die jungen, primären Hormogonien, die direkt aus Keimlingen entstanden waren, reagierten sicher auf Intensitätsunterschiede, die sekundären oder älteren Hormogonien waren dagegen oft indifferent. Wurden Sporen von Nostoc punctiforme aus einer alten Flüssigkeitskultur ausgesät, so bildeten sich in allen beobachteten Fällen empfindliche Hormogonien, wurde dagegen ein Haufen vegetativer Fäden aus einer noch sporenfreien Flüssigkeitskultur ausgeimpft, so krochen daraus in 1 bis 3 Tagen Hormogonien hervor, die größtenteils unempfindlich waren. Nur selten fand ich auch unter letzteren einmal einen Faden, der seine Geschwindigkeit bei Intensitätsänderung wechselte.

Tabelle 9 enthält einige Beispiele solcher Fäden, bei denen eine Beziehung zwischen der Geschwindigkeit der Bewegung und der Intensität der Beleuchtung nicht zu erkennen ist.

Tabelle 9.
Geschwindigkeit sekundärer oder älterer Hormogonien von Nostoc punctiforme bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Licht-Intensität	Geschwindigkeit von Faden Nr.			
	1	2	3	4
2222	10,15	12,8	13,0	
800	11,25	17,6		12,0
200				12,3
45	11,19	16,0	12,9	12,0
5	10,6	13,0	13,0	

Oben wurde mitgeteilt, daß die Lichtintensitätsveränderungen bei diesen Versuchen teilweise durch die rotierende Scheibe, teilweise durch Änderung des Abstandes zwischen Lampe und Objekt erreicht wurde. Das Resultat war bei beiden Methoden vollkommen übereinstimmend. In Tabelle 6 ist bei jedem Versuche der Buchstabe E oder R angebracht. E bedeutet, daß die Intensitätsänderung durch Entfernungswechsel zwischen Lampe und Objekt erreicht wurde, während bei den mit R bezeichneten Versuchen das Licht durch Spaltänderung in der rotierenden Scheibe abgeschwächt wurde. Die Gleichartigkeit des Ergebnisses bei den Methoden beweist, daß das Talbotsche Gesetz, das ja ursprünglich für das menschliche Auge aufgestellt (vgl. z. B. Marbe) und dessen Gültigkeit erst für wenige Fälle in der Pflanzenphysiologie nachgewiesen worden ist (Nathansohn und Pringsheim, Plaetzer), für die Lichtperzeption der Nostoc-Hormogonien zutrifft.

b) Einfluß der Temperatur.

Bei der Untersuchung des Einflusses der Temperatur auf die Bewegungsgeschwindigkeit der Nostoc-Hormogonien bot die Methodik einige Schwierigkeiten. Ein heizbarer Objekttisch stand mir nicht zur Verfügung, er wäre außerdem wohl kaum von besonderem Nutzen gewesen, da es sich nicht um die Erwärmung eines Objektträgerpräparates, sondern um ganze Kul-

turen handelte. Erwärmen der Schälchen im Thermostaten und rasche Beobachtung außerhalb desselben war natürlich auch nicht anwendbar, weil dabei eine zu schnelle Änderung der Temperatur eintritt. Vielmehr mußte das ganze Mikroskop mit der darauf stehenden Kultur gleichzeitig die gewünschte Temperatur haben. Das wurde durch 2 verschiedene Methoden erreicht.

Zwei Tische wurden so nahe aneinander geschoben, daß sich zwischen ihnen ein Spalt befand, der so breit war, daß gerade noch ein sicheres Aufstellen des Mikroskopstatives auf den beiden Tischkanten über dem Spalt möglich war. Unter dem Spalt befand sich ein transportabler elektrischer Heizapparat, wie er zur Erwärmung von Wohnräumen benutzt wird. Als Lichtquelle diente ein mit einem vorgeschalteten Gasdruckregulator versehener Auerbrenner, dessen Wärmestrahlen durch ein Kühlgefäß absorbiert wurden. Der Abstand zwischen Lampe und Kultur betrug stets 70 cm. Wenn der elektrische Heizapparat eingeschaltet wurde, stieg die warme Luft in die Höhe und erwärmte langsam das Mikroskop mitsamt der auf seinem Objekttisch stehenden Kulturschale. Die Messung der Temperatur in der Kultur selbst wäre aus vielerlei Gründen schwierig auszuführen gewesen, ich bediente mich deshalb dafür eines Kontrollgefäßes, das Wasser enthielt und neben der Kultur auf dem Objekttisch stand. Das Kontrollgefäß hatte gleiche Größe wie die Kulturschale. Ich arbeitete bei diesen Versuchen stets mit der kleinsten Zylinderblende, um zu verhindern, daß durch die Blendenöffnung eine stärkere Erwärmung in dem Kulturgefäß stattfand, als in dem ohne eine solche Öffnung direkt auf dem Objekttisch stehenden Kontrollgefäß. Es ließ sich auf diese Weise innerhalb 1 bis $1^1/_2$ Stunden bequem eine Steigerung von Zimmertemperatur bis etwa 33° C erreichen. Darüber hinaus versagte die Heizung aber. Die ganze Versuchsanordnung bot natürlich überhaupt nur eine relativ grobe Kontrollmöglichkeit.

Ich baute deshalb bei anderen Versuchen das ganze Mikroskop in einen kleinen Thermostaten ein. Dafür benutzte ich einen würfelförmigen Blechkasten von 16 cm äußerer Seitenlänge. Der Kasten war oben offen und besaß an der Vorderseite einen

Ausschnitt von 8 mal 10 cm. Der Ausschnitt konnte durch 2 hintereinanderliegende Glasscheiben, die ungefähr 1 cm weit voneinander entfernt waren, verschlossen werden. Der ganze Kasten war doppelwandig, der Hohlraum zwischen den Wänden konnte mit Wasser gefüllt werden. Sein Innenraum war gerade so groß, daß das Stativ eines Mikroskopes darin stehen konnte. Der obere Teil des Mikroskoptubus mit der Mikrometerschraube ragte aus dem Kasten heraus. Der oben offene Thermostat wurde mit kräftiger Pappe verschlossen, die so zugeschnitten war, daß sie sich dem Mikroskopstativ und dem Blechkasten überall möglichst fest anschloß. Durch zwei Löcher im Pappdeckel waren Thermometer gesteckt, von denen eines die Lufttemperatur im Kasten, das andere die Temperatur in dem bereits bei der vorigen Methodik erwähnten auf dem Objekttisch stehenden Kontrollgefäß anzeigte.

In diesem Apparat konnte die Temperatur beliebig hoch gehalten werden; es war auch die Erzeugung von Kälte durch Eiswasser möglich. Da während eines Versuches die Temperatur im Thermostaten durch Anheizen stets variiert wurde, beschlugen die verschiedenen darin befindlichen Teile mit Wasserdampf. Die sich daraus ergebende Störung wurde dadurch wirkungslos gemacht, daß die Linse des Mikroskopes, das Deckglas auf der Kultur, der Spiegel und die Verschlußscheiben des Kastens mit einer sehr dünnen Glyzerinschicht überzogen wurden. Anfangs beobachtete ich mit Wasserimmersion, wodurch ja auch das in erster Linie störend wirkende Beschlagen von Deckglas und Linse verhindert wird, es stellte sich aber heraus, daß dabei bei extremen Versuchstemperaturen zu viel Kälte bzw. Wärme durch den Tubus gerade auf die beobachtete Stelle in der Kultur geleitet wird, und die Temperaturverhältnisse dort dann nicht denen im Kontrollgefäß entsprechen.

Diese Methode hat nun den sehr großen Nachteil, daß ein einmal eingestelltes Präparat nicht mehr verschoben werden kann, ohne daß man den Deckel des Kastens öffnet und damit die Temperatur im Thermostaten ändert. Da die Hormogonien aber fortwährend aus dem Gesichtsfeld herauskriechen, würde der ganze Apparat unbrauchbar gewesen sein, wenn nicht die schon oben erwähnten »Drehfäden« in den Kulturen vorkämen.

Bei Versuchen über den Einfluß der Lichtintensität auf die Geschwindigkeit hatte ich mich überzeugt, daß die »Drehfäden« und die geraden gleichartig reagieren, sie boten deshalb ein sehr bequemes Objekt für die Temperaturversuche. Natürlich konnten die Wegmessungen bei ihnen nicht in μ ausgedrückt werden, sondern es ließ sich stets nur die Dauer für eine volle Umdrehung des Kreises feststellen.

Die nach beiden Methoden ausgeführten Versuche gaben übereinstimmende Resultate.

Bei den ersten Versuchen begnügte ich mich mit Temperaturvariationen zwischen Zimmertemperatur und etwas über 30^0 C.

Der als No I wiedergegebene Versuch begann bei einer Temperatur von 28,5^0 C. Es wurde 10 mal hintereinander die Zeit abgelesen, die der Faden brauchte, um 5 Teilstriche der Okularskala (1,666 μ)[1] zurückzulegen. Als Mittel ergaben sich 5,5″. Da die Heizung angestellt war, war die Temperatur 5 Minuten später auf 29,5^0 C gestiegen, die Geschwindigkeit war jetzt 5,1″ (vgl. Tabelle 10). Sie hatte sich also mit steigender Temperatur vergrößert. Nun wurde die Heizung abgestellt und nach 35 Minuten bei einer Temperatur von 23,5^0 C die Geschwindigkeit 8,7″ gefunden. Verringerung der Temperatur bedingte also bedeutende Verlangsamung der Kriechgeschwindigkeit. Bei weiterer Abkühlung ergab sich nach 32 Minuten der Wert 10,9″ bei 20,4^0 C. Jetzt wurde wieder geheizt. Nach 27 Minuten war die Temperatur auf 26,4^0 C gestiegen, die Geschwindigkeit betrug 6,7″ und nach weiteren 17 Minuten war sie bei 29,5^0 C 5,9″. Nun wurde die Geschwindigkeit bei fortgesetzter Temperatursteigerung aber nicht mehr wesentlich größer, denn nach 12 Minuten war sie bei 30,5^0 C 6,3″ und nach abermals 40 Minuten bei 31,6^0 C 5,7″. Nach Abstellung der Heizung trat in 50 Minuten Abkühlung auf 23,1^0 C ein, die Geschwindigkeit sank dabei wieder auf 7,8″.

Es ergibt sich also eine Beschleunigung des Fadens mit steigender Temperatur (Tabelle 10).

[1]) Bei allen Temperaturversuchen wurde ein anderes Mikroskop benutzt, als zu den anderen Versuchen. Ein Teilstrich der Okularskala ist bei allen Temperaturversuchen 1,666 μ, bei allen übrigen 1,33 μ.

Tabeile 10.
Temperaturversuch I.
Geschwindigkeit eines Hormogoniums von Nostoc punctiforme bei Temperaturen zwischen 20 und 30° C.

Temperatur	Geschwindigkeit[1]	Beobachtungsfolge
20,4	10,9	4
23,1	7,8	9
23,5	8,7	3
26,4	6,7	5
28,5	5,5	1
29,5	5,1	2
29,5	5,9	6
30,5	6,3	7
31,6	5,7	8

Bei einer Temperaturerhöhung um ungefähr 10° C war die Geschwindigkeit des Hormogoniums ungefähr verdoppelt.

Entsprechend war das Ergebnis weiterer Versuche, von denen hier nur noch einer in Form der Tabelle 11 erwähnt sein

Tabelle 11.
Temperaturversuch II.
Geschwindigkeit eines Hormogoniums von Nostoc punctiforme bei Temperaturen zwischen 20 und 30°C.

Temperatur	Geschwindigkeit[2]
18,5	3′ 0″
20,2	2′ 50″
21,0	2′ 37″
21,75	2′ 40″
22,5	2′ 19″
23,0	2′ 21″
24,8	2′ 16″
25,1	2′ 04″
28,0	1′ 49″
28,3	1′ 47″
28,7	1′ 46″
29,2	1′ 53″

[1]) Anzahl Sekunden für 5 Teilstriche (8,33 μ).
[2]) Umlaufszeit für eine volle Kreisbahn.

möge. Er wurde im Gegensatz zu Versuch I nicht mit einem gerade kriechenden Faden über der elektrischen Heizung, sondern mit einem »Drehfaden« im Thermostat gemacht. Der Versuch dauerte bei rasch steigender Temperatur 59 Minuten.

Den gleichen Anstieg der Geschwindigkeit bei Temperaturerhöhung findet man auch zwischen 10 und 20° C. Das zeigt Versuch III (Tabelle 12).

Der Faden befand sich bei Zimmertemperatur (18,5° C) im ungeheizten Thermostaten und brauchte für die Zurücklegung einer vollen Kreisbahn 2′ 08″. Im Laufe von 2 Stunden wurde die Temperatur durch Eiswasser im Kontrollgefäß auf 10,6° erniedrigt. Dadurch ging die Umlaufszeit auf 4′07″ herauf. Als darauf der Thermostat angeheizt wurde, stieg die Temperatur innerhalb 10 Minuten auf 11,0° C, und die Geschwindigkeit, die vorher in stetigem Fallen begriffen war, stieg sofort auf 3′ 58″.

Tabelle 12.

Temperaturversuch III.

Geschwindigkeit eines Hormogoniums von Nostoc punctiforme bei Temperaturen zwischen 10 und 20° C.

Temperatur	Geschwindigkeit[1]
18,5	2′ 08″
16,75	2′ 39″
16,0	2′ 45″
15,5	2′ 50″
14,5	3′ 12″
13,5	3′ 24″
11,25	3′ 50″
11,0	4′ 00″
10,8	4′ 04″
10,6	4′ 07″

Die graphische Darstellung in Abb. 5 zeigt, wie außerordentlich regelmäßig die Abnahme der Geschwindigkeit stattfand. Das Temperaturintervall von 10° bedingt auch hier wieder ungefähre Verdoppelung der Geschwindigkeit.

Je niedriger die Temperatur war, desto geringer wurde die Geschwindigkeit. In Versuch IV (Tabelle 13) wurde das Ver-

[1]) Umlaufszeit für eine volle Kreisbahn.

halten eines Hormogoniums zwischen 0 und 10° C geprüft. Die Umlaufsgeschwindigkeit des Fadens betrug bei 20° C 3′30″, im mit Kältemischung auf nahe an 0° abgekühlten Thermostaten war sie 83′50″. Die Zurücklegung der Kreisbahn dauerte also fast 1½ Stunden. Während dieser Zeit war die Temperatur nun allerdings nicht konstant. Sie sank von 3,1 auf 0,2° C und ging dann wieder auf 2,5° C in die Höhe. Im Mittel war die Temperatur also 1 bis 2° C. Bei dieser äußerst langsamen Bewegung konnte natürlich für Zwischenwerte der Temperatur nicht immer ein ganzer Kreisumlauf abgewartet werden, es wurde die Zeit für das Durchkriechen kürzerer Teile der Kreisbahn bestimmt, welche an unregelmäßig über das Deckglas verteilten Staubteilchen gemessen werden konnten. Auf diese Weise wurden 3 verschieden lange Kreisstücke festgelegt, die der Faden während einer Volldrehung durchlief. Bei dem nächsten Durchlaufen der Kreisbahn wurden die 3 Wege natürlich wieder zurückgelegt, so daß also die Geschwindigkeit auf den einzelnen Wegen bei verschiedener Temperatur abgelesen werden konnte. Das Resultat ist in Tabelle 13 und Abb. 6 (für Weg 3) enthalten. Die Temperaturangaben sind in diesem Fall nur Mittelwerte zwischen der Temperatur am Anfang und am Ende des Weges.

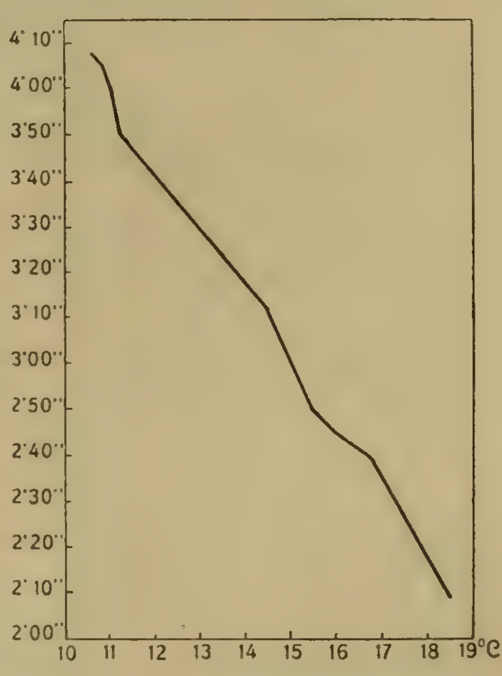


Abb. 5. Geschwindigkeitssteigerung eines Hormogoniums von Nostoc punctiforme bei Temperaturerhöhung von 10 auf 20° C.

Ohne auf Einzelheiten einzugehen, ist hervorzuheben, daß bis ungefähr 5° C der Geschwindigkeitsabfall normal war. Bei tieferer Temperatur, besonders unterhalb 3° C, trat dann eine sehr starke Verlangsamung ein, die um ein Vielfaches die vorhergehende zwischen 10 und 5° C übertrifft. Zu vollkommenem Stillstand kam die Bewegung aber auch bei 0,6° C noch nicht,

Tabelle 13.

Temperaturversuch IV.

Geschwindigkeit eines Hormogoniums von Nostoc punctiforme bei Temperaturen zwischen 0 und 10° C.

Weg 1		Weg 2		Weg 3	
Temperatur	Geschwindigkeit	Temperatur	Geschwindigkeit	Temperatur	Geschwindigkeit
11,5°	4′ 20″	9,4°	3′ 30″	8,0°	1′ 15″
5,5°	7′ 20″	4,5°	5′ 45′,	3,2°	4′ 10″
0,6	33′ 25″	2,5°	21′ 40″	1,1°	28′ 35″

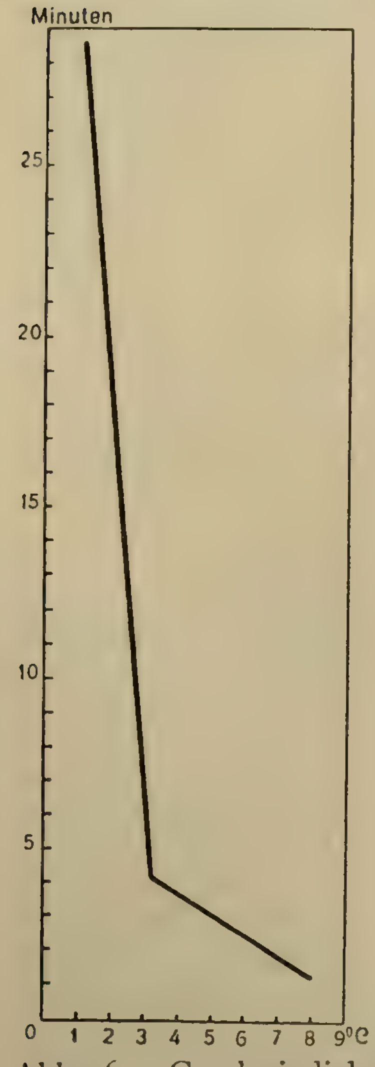


Abb. 6. Geschwindigkeit eines Hormogoniums von Nostoc punctiforme bei Temperaturen zwischen 0 und 10°.

sie war nur äußerst langsam. Bei nachträglicher Erhöhung der Temperatur auf 20° C wurde wieder die vorher bei dieser Temperatur beobachtete Geschwindigkeit festgestellt. Während der Temperatursteigerung zeigte die niedrige Temperatur eine Nachwirkung. Die Verzögerung in der Bewegung hielt längere Zeit auch noch bei der allmählich höher werdenden Temperatur an, erst nach ungefähr einer Stunde wurde die Geschwindigkeit wieder normal.

Die Beschleunigung der Bewegung, die in den bisher mitgeteilten Versuchen bei Erhöhung der Temperatur zu beobachten war, schritt von ungefähr 30° C aufwärts nicht mehr im selben Maße fort.

In Versuch V (Tabelle 14) wurde die Temperatur im Thermostaten langsam von Zimmertemperatur aus gesteigert. Die Geschwindigkeit des beobachteten Hormogoniums stieg normal bis 27° C. Dann trat — ebenso wie es bei den Versuchen I und II bei der Temperatur um 30° C herum

Tabelle 14.
Temperaturversuch V.
Geschwindigkeit eines Hormogoniums von Nostoc punctiforme bei Temperaturen über 30° C.

Temperatur	Geschwindigkeit[1]
20,5°	99
21,75°	94
22,0°	90,5
24,5°	83
	79,5
27,0°	62
27,5°	61
32,5°	60
	59
	63
35,75°	70
	78
	77
37,25°	82
	112
39,5°	121
40,75°	140
42,0°	199
43,4°	250
44,1°	†[2]

der Fall war — eine Verringerung in der Beschleunigung ein. Bei 27° C war die Umlaufszeit für eine Kreisbahn 62″, bei 27,5° C erst 61″, während zu erwarten wäre, daß sie unter 60″ läge, und bei der nächsten Beobachtung bei 32,5° C war sie fast gar nicht kleiner geworden, sondern betrug 60″. Nun schwankte sie etwas hin und her, ohne eine weitere Steigerung zu erfahren. Bei 35,75° C war eine deutliche Verlangsamung feststellbar, die anfangs allmählich, später rasch zunahm. Bei 43,4° war der Faden schon fast unbeweglich — er brauchte für einen Umlauf 250″ — und bei 44,1° war er ganz zur Ruhe gekommen.

In Abb. 7 ist dieses Verhalten graphisch dargestellt.

[1]) Umlaufszeit für eine volle Kreisbahn.

[2]) Wärmestarre.

Eine Steigerung der Temperatur über 30° C hinaus bewirkt also keine Beschleunigung der Bewegung. Das Optimum liegt bei ungefähr 30° C, führt aber nicht sofort über zu einer Verringerung der Geschwindigkeit, die in gleichem Maße sich abspielt, wie die Beschleunigung unterhalb 30° C, sondern die Temperatursteigerung bleibt zunächst ohne wesentlichen Einfluß auf die Geschwindigkeit. Erst bei ungefähr 35° C wird die Verlangsamung deutlich und führt innerhalb weniger als 10° zum vollkommenen Stillstand der Bewegung.



Abb. 7. Geschwindigkeit eines Hormogoniums von Nostoc punctiforme zwischen 20 und 45°.

Dieser Zustand ist irreparabel. Sofortige Abkühlung der Kultur führte — auch in anderen Versuchen — nicht zur Wiederaufnahme der Bewegung. Deshalb waren die Fäden aber nicht abgestorben, sondern wuchsen später ganz normal weiter und bildeten sich an dem Orte, an dem sie liegen geblieben waren, zu Kolonien aus.

Einzelbeobachtungen innerhalb bestimmter Temperaturgruppen wurden mit gleichem Erfolg noch mehr ausgeführt als wiedergegeben sind. Zum Schluß soll nur noch ein Versuch (VI) mitgeteilt werden, bei dem die Temperaturskala von 10° C aufwärts bis zur Wärmestarre am gleichen Hormogonium überprüft wurde.

Der Versuch ist in Tabelle 15 zusammengestellt. Das

Tabelle 15.

Temperaturversuch VI.

Geschwindigkeit eines Hormogoniums von Nostoc punctiforme bei Temperaturen zwischen 10 und 45° C.

Zeit	Temperatur des Wassers	Temperatur der Luft	Geschwindigkeit[1]
3h 26′	19,5°	19,5°	234
3h 54′	12,8°	– –	415
4h 05′	10,5°	7,5°	492
5h 22′	21,6	25,0	162
5h 32′	24,1	28,5	138
5h 59′	29,0	33,5	85
6h 04′	30,6	35,25	84
6h 08′	31,4	36,0	94
6h 10′	31,75	36,25	89
6h 12′	32,25	36,9	90
6h 15′	32,75	37,4	92
6h 16′	33,15	37,75	88
6h 18′	33,4	38,1	90
6h 28′	35,8	40,8	86
6h 30′	36,2	41,1	89
6h 36′	37,8	43,0	91
6h 45′	41,5	45,2	130
6h 48′	41,8	46,2	200
6h 59′	42,5	47,5	+[2]

Protokoll ist etwas ausführlicher gehalten als die bisherigen; neben der Stundenzeit der Beobachtungen ist nicht nur — wie es bisher der Fall war — die Temperatur des Wassers im Kontrollgefäß, sondern auch die der Luft unmittelbar neben der Kultur angegeben. Man sieht, daß da ein Unterschied um mehrere Grad besteht, und zwar ist zu Anfang des Versuches, als die Temperatur durch Eiswasser im Thermostat von Zimmerwärme bis etwa 10° C sank, die Lufttemperatur, wie zu erwarten ist, niedriger als die des Wassers, später, bei steigender Temperatur ist es umgekehrt. Das kann nicht ohne Folge für die Temperatur im Versuchsgefäß sein. Der beobachtete Algenfaden lag auf der Agaroberfläche, durch ein Deckgläschen von

[1]) Umlaufszeit für eine volle Kreisbahn.

[2]) Wärmestarre.

der Luft getrennt. Er wird daher etwas früher als die gesammte Agarmasse, also auch etwas früher als das Wasser im Kontrollgefäß, die Lufttemperatur angenommen haben. Seine Temperatur dürfte daher ungefähr in der Mitte zwischen der Lufttemperatur und der gleichzeitig abgelesenen Wassertemperatur liegen. Das hat natürlich nur geringe Bedeutung, weil ja die Regelmäßigkeit in der Temperatursteigerung dadurch nicht beeinflußt wird. Nur der absolute Temperaturwert, also die scharfe Lage des Optimums und des Maximums (das Minimum wurde in den Versuchen nicht bestimmt), wird dadurch um einige Grade verschoben.

Die genaue Kenntnis der Lage dieser Punkte ist aber ziemlich gleichgültig, weil sie bei den einzelnen Fäden individuell verschieden ist. Ich konnte einmal gleichzeitig im selben Gesichtsfeld zwei kreisende Hormogonien beobachten. Die Außenbedingungen waren also wohl für beide Fäden völlig gleich, trotzdem trat bei dem einen die Verlangsamung hinter dem Optimum bei 36° C ein, das Maximum war bei ihm mit 42° C erreicht, während der andere noch bei 41° C mit optimaler Geschwindigkeit kroch und erst bei 45° C zur Ruhe kam.

Der Vollständigkeit halber ist trotzdem in Abb. 8 sowohl die Geschwindigkeitskurve bei alleiniger Berücksichtigung der Lufttemperatur als auch der Wassertemperatur eingetragen. Die wahre Temperaturkurve wird ungefähr in der Mitte zwischen beiden liegen.

Der Verlauf der Geschwindigkeit ist der erwartete. Durch Senkung der Temperatur von Zimmerwärme um ungefähr 10° C trat Verlangsamung der Geschwindigkeit auf ungefähr den doppelten Wert ein, bei der folgenden Temperaturerhöhung wurde der Faden wieder rascher, die Geschwindigkeit stieg mit je 10° Temperaturerhöhung auf das Doppelte bis bei ungefähr 30° die Grenze der Steigerung auftrat. Die Beschleunigung von 29 auf 30,6° war schon gering, bei 30,6° wurde dann auch der kürzeste Wert des ganzen Versuches abgelesen. Hier liegt das Optimum, das sich aber bis ungefähr 37° C ausdehnte. Die Geschwindigkeit war zwar im ganzen geringer als bei 30,6° C, aber die Differenz — der im einzelnen schwankenden Werte — von der Schnelligkeit bei 30,6° war nur unbedeutend. Von

37,8° aufwärts fand dann eine deutliche Verlangsamung der Bewegung statt, die oberhalb 40° außerordentlich rasch zum Maximum führte. Bei 41,5° war die Geschwindigkeit des Fadens noch größer als bei 24° C, bereits bei 42,5° hatte Wärmestarre der Bewegung dagegen ein Ende gesetzt.

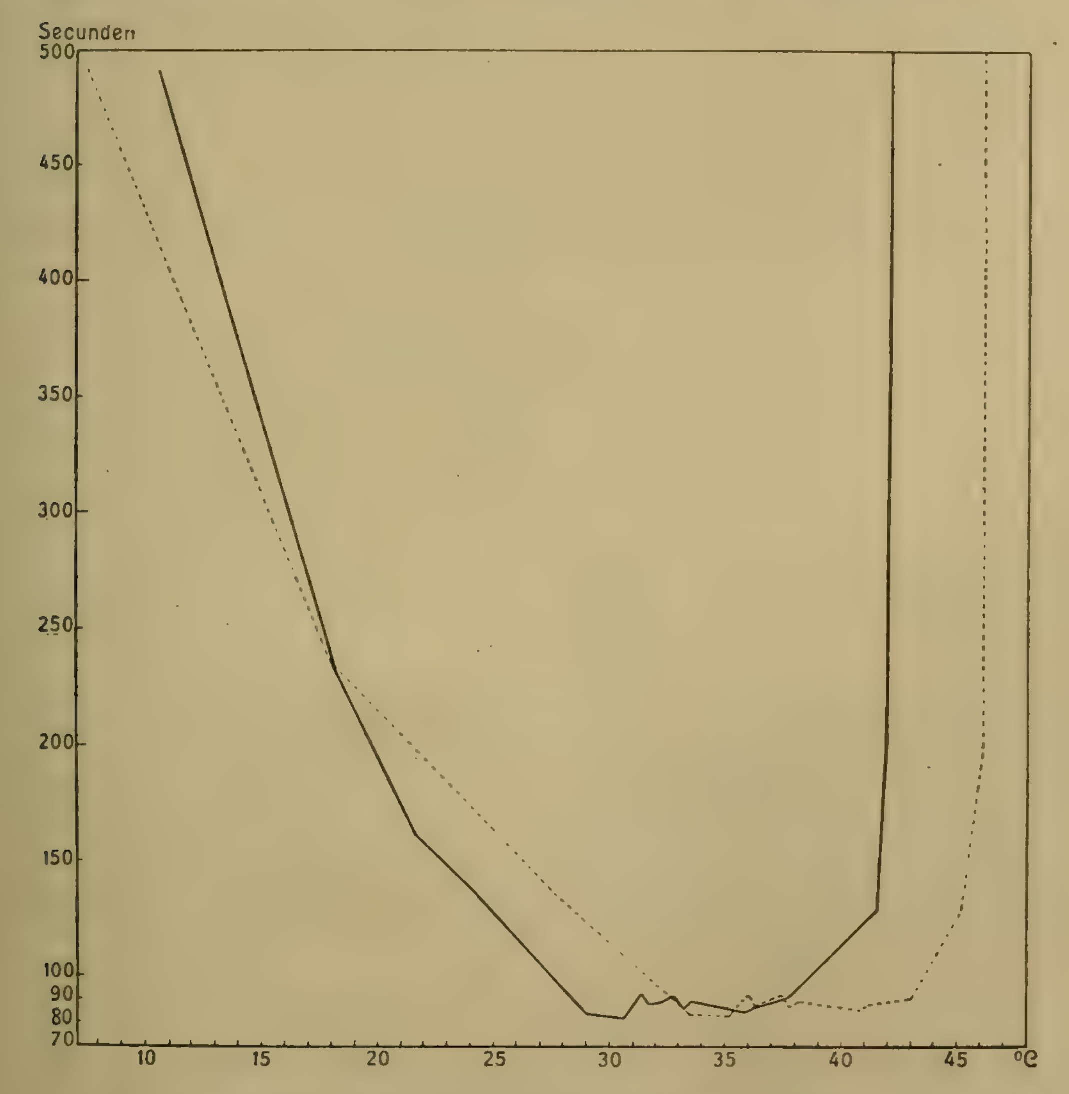


Abb. 8. Geschwindigkeit eines Hormogoniums von Nostoc punctiforme zwischen 10 und 45° C. Die ausgezogene Linie bezieht sich auf die Temperatur im Kontrollgefäß, die gestrichelte auf die gleichzeitig in der Luft des Thermostaten herrschende Temperatur.

Ob das rasche Aufhören der Bewegung auf die augenblickliche Einwirkung der Temperatur von 42° C zurückzuführen ist, oder ob man es der Nachwirkung der bereits länger ertragenen etwas tieferen Temperatur zuzuschreiben hat, ist durch

Tabelle 16.

Werte des Quotienten Q_{10} bei verschiedener Temperatur.

Temperatur	Versuch Nr.							
	I	II		III	IV			V	VI
0									
1									
2							977		
3									
4					22,3	760			
5									
6									
7							33,8		
8						2,7			
9									
10					2,4				
11									
12									2,1
13									
14									
15				2,2					
16									2,3
17									
18									
19									
20									
21									
22		1,95							1,9
23									
24	2,3		1,7					2,0	
25									
26									2,6
27									
28		1,0							
29									
30								1,06	1,08
31	1,1								
32									
33									
34								1,6	
35									1,1
36									
37								2,8	
38									
39									
40								4,5	2,6
41									
42								8,9	172500
43									∞
44								∞	
45									

diesen Versuch nicht entschieden. Die Frage scheint mir auch nicht von prinzipieller Bedeutung zu sein.

Die Bewegungsgeschwindigkeit der Nostoc-Hormogonien folgt also unter dem Einfluß der Temperatur dem »van't Hoffschen Gesetz«, der »RGT-Regel« von Aristides Kanitz (S. 9).

Nach der Kanitzschen Formel $Q_{10} = 10 \frac{10 (\log k_2 - \log k_1)}{t_2 - t_1}$ wurde der Quotient für die Erhöhung der Geschwindigkeit in bezug auf die Temperatur für die einzelnen Versuche berechnet. $t_2 - t_1$ bedeutet in der Formel das Temperaturintervall, für welches der Quotient aufgestellt werden soll, k_2 und k_1 sind die zugehörigen Geschwindigkeitswerte. In Tabelle 16 sind die Q_{10}werte zusammengestellt.

Der Quotient hat zwischen ungefähr 10 und 30° C etwa den Wert 2. Unterhalb 10° ist er etwas größer, um in der Nähe des Gefrierpunktes außerordentlich stark in die Höhe zu schnellen. Im Maximum beträgt er zwischen 1 und 3° C 977. Zwischen ungefähr 28 und ungefähr 36° C bedingt die nur unbedeutende Veränderung der Geschwindigkeit der Fäden, daß Q_{10} hier fast auf 1 sinkt. In der Nähe von 40° C werden die Fäden langsamer, Q_{10} steigt infolgedessen jedoch nicht so stark wie in der Nähe des Minimums der Bewegung und wird dann rasch ∞. Nur in Versuch VI ist es gelungen, eine noch berechenbare Ablesung direkt vor dem Eintritt der Wärmestarre zu machen. Dort hatte Q_{10} zwischen 37,8 und 41,5° C den Wert 2,6 und steigt nun enorm in die Höhe, zwischen 41,5 und 41,8 ist der Quotient 172500.

Allgemeines.

A. Die „pendelnde“ Bewegung der Keimfäden.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen ergibt sich, daß die jungen Keimfäden von Nostocaceen zur Ausführung von bisher noch nicht beschriebenen Bewegungen befähigt sind. Die Reichweite derselben erstreckt sich auf sehr engbegrenzten Raum in der nächsten Nähe der Keimungsstelle. Die Fäden kriechen ein kurzes Stück aus der Sporenhülle hervor, werden

langsam, bleiben ganz liegen und gleiten nach einer gewissen Ruhezeit mit einem deutlichen Ruck wieder in die Sporenhülle zurück. Keimlinge von erst 2 Zellen Länge sah ich schon diese Bewegung ausführen. Der Weg, den die Fäden dabei zurücklegen, wird mit zunehmendem Alter immer länger. Sie kriechen schließlich auch auf dem Rückweg nicht mehr in die Sporenhülle hinein, sondern schieben sich seitlich an ihr vorbei. Stets kriechen sie aber nur eine beschränkte Zeit in einer Richtung und bewegen sich dann auf der selben Bahn wieder rückwärts.

Die Umkehr der Bewegung wird sicher oft durch die Sporenhülle, in welche der Faden hineinkriecht, veranlaßt. Die Hülle wirkt dann als mechanisches Hemmnis. Einerseits sind nun aber die Fäden befähigt, die Sporenhülle eine Strecke weit vor sich herzuschieben und andrerseits findet die Umkehr in der Hälfte der Fälle an einer Stelle der Kriechbahn statt, wo keine direkt sichtbaren Gründe zur Umkehr vorliegen. Einen Hinweis auf eine der mutmaßlichen Ursachen zur Umkehr an solchen Orten gibt eine Beobachtung an älteren, frei kriechenden Hormogonien. Geraten diese aus irgendwelchen Gründen einmal in eine Kreisbahn, so halten sie diese inne, auch wenn sie später Gelegenheit haben, wieder in anderer Richtung zu kriechen. Das ist, wie ich schon früher dargelegt habe (1917. S. 21), darauf zurückzuführen, daß die Fäden beim Kriechen Schleim absondern, und daß sie in der von ihnen selbst gebildeten Schleimstraße augenscheinlich günstigere Bewegungsbedingungen finden, als außerhalb derselben. Das gleiche muß auch bei den jungen Keimfäden der Fall sein und wird mit dazu beitragen, sie zu veranlassen, am Ende ihrer bisherigen Kriechbahn umzukehren und das noch nicht beschleimte Substrat zu meiden. Bei jedem Vorstoß auf das noch unbekrochene Gebiet wird dieses aber ein kurzes Stück mit Schleim bedeckt, so daß der Faden also das nächste Mal schon eine etwas längere Bahn zur Verfügung hat. Das dürfte mit einer der Hauptgründe dafür sein, daß die Kriechweite der Keimfäden mit zunehmendem Alter immer größer wird.

Wenn ältere Fäden nicht in die Sporenhülle zurückkriechen, sondern sich neben ihr bewegen, so liegt der Grund dafür

wohl ebenfalls in dem Schleim, der bei der dauernden Ausscheidung durch den Faden die leere Sporenhülle schließlich so stark ausfüllt, daß das Fadenende nicht mehr in sie eindringen kann, sondern neben sie rutscht.

Die Umkehr der Bewegung findet jedoch nicht stets erst am Ende des möglichen Weges statt, sondern oft schon früher, die Schleimverhältnisse können also nicht allein die Umkehr herbeiführen, sondern es müssen auch noch andere Faktoren mitwirken.

B. Die freie Bewegung der Hormogonien.

Wenn die Keimlinge eine größere Länge erreicht haben, (meistens mehrere Dutzend Zellen) verschwindet unter normalen Bedingungen die häufige Umkehr und macht einem freien Fortkriechen Platz. Bei den so entstandenen Hormogonien muß die Behinderung, welche das unbekrochene Substrat der Bewegung der Keimlinge bietet, nicht mehr vorhanden sein. Eine mit der größeren Zellenzahl wahrscheinlich verbundene stärkere Schleimausscheidung kann jedoch nicht der allein maßgebende Grund für die Aufgabe der »Pendelbewegung« sein. Denn nur 2 Zellen lange Bruchstücke eines Hormogoniums kriechen ebenfalls ohne Richtungswechsel, und die jungen Keimlinge sind durch einseitig gerichteten Lichtreiz auch schon sehr frühzeitig zur Bewegung ohne Umkehr zu veranlassen. »Autonome« Ursachen scheinen danach für die häufige Umkehr eine Rolle zu spielen.

Vollkommen fehlen die Umkehrungen ohne äußeren Anlaß allerdings auch den frei kriechenden Hormogonien nicht, sie sind bei ihnen nur sehr viel seltener und nur unter bestimmten Bedingungen zu beobachten. In den günstigsten Entwicklungs- und Bewegungsstadien unter optimalen Außenbedingungen kann man tagelang einen Faden verfolgen und sich überzeugen, daß keine Änderung in der Bewegungsrichtung stattfindet. Hohes Alter fördert dagegen die Umkehr — ähnlich wie bei Fechners Oscillarien, — unverkennbar. Der Richtungswechsel ohne nachweislichen äußeren Anlaß tritt bei alten und ganz jungen Fäden am häufigsten auf. Darin kann man ein Zeichen dafür

erblicken, daß vielleicht die innere Organisation der Pflanze in den betreffenden Entwicklungszuständen nicht straff genug ist, um die verschiedenen Bewegungsbestrebungen zu beherrschen. Es überwiegt bald die eine, bald die andere, während in den Fäden im günstigen Alter die einseitig gerichtete Bewegung dominiert und entgegengesetzte Kräfte unterdrückt werden. Für diese Annahme spricht auch die Beobachtung, daß die Umkehrungen sich unter ungünstigen Außenbedingungen vermehren. Die Anschauung, daß es sich dabei — z. B. unter supra-beziehungsweise infraoptimaler Beleuchtung — um »Suchbewegungen« handele, wie sie Jennings und Oltmanns für phototaktische Algen unter ähnlichen Bedingungen annehmen, ist natürlich nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen. Exakte Beweise dafür oder dagegen sind aus meinen Versuchen nicht zu ziehen, im allgemeinen dürfte aber die scheinbare »Autonomie« im Richtungswechsel auf den noch nicht erreichten oder auch überschrittenen Höhepunkt der Entwicklung des Zusammenarbeitens der inneren Kräfte in der Pflanze, beziehungsweise eine Störung dieses Gleichgewichtes durch ungünstige Außenbedingungen zurückzuführen sein.

Abgesehen von den nicht auf eine deutliche Ursache zurückführbaren Umkehrungen wird Richtungswechsel bei den Hormogonien durch Einwirkung von Außenreizen hervorgerufen. Als solche wurden mechanische Hemmung und plötzliche Veränderung in den Beleuchtungsverhältnissen erkannt. Letztere wirken nach den Beobachtungen von Engelmann (III), Jennings, Buder (I und II), Oltmanns und Anderen ja auch auf andere frei bewegliche Organismen als Reiz zur Umkehr. Während bei den von diesen Autoren untersuchten Objekten wie Flagellaten, verschiedene Algenschwärmer, Volvox, Chloronium, Schwefelbakterien usw. aber stets, wie es auch wohl das zu erwartende ist, die ganze Pflanze einheitlich reagiert, kommen bei den Nostoc-Hormogonien Teilreaktionen vor. Nicht stets, aber häufig, sieht man, daß nur eine gewisse Anzahl von Zellen eines Fadens auf den Reiz durch Umkehr antwortet, die anderen kriechen in unveränderter Richtung weiter. Sogar in drei verschiedenen Regionen eines Hormogonimus konnten selbständige Bewegungsbestrebungen auftreten, wobei der zeit-

liche Beginn des Sichtbarwerdens der Reaktion an den einzelnen Stellen ebenfalls individuell verschieden war.

Ein Nostoc-Hormogonium stellt also keinen Organismus dar, der unter allen Umständen auf gemeinsames Zusammenarbeiten aller Zellen eingerichtet ist, sondern einzelne Teile verfügen über eine weitgehende Selbständigkeit.

C. Die Mechanik der Bewegung.

Obgleich die Bewegung der Nostocaceen-Hormogonien bereits im Jahre 1803 durch Vaucher bekannt wurde und seitdem von einer — allerdings nicht sehr großen — Zahl von Forschern beobachtet worden ist (vgl. die Zusammenstellung bei Brand, S. 53), wurde über die Mechanik ihrer Bewegung bisher nichts bekannt. Dagegen liegt über die Bewegung einer anderen Cyanophyceenfamilie, die Oscillaren, eine reiche Literatur vor, die mit der verdienstvollen Arbeit Fechners, in der auch die ältere Literatur verarbeitet ist, abschließt.

Zwischen der Bewegung der Nostocaceen und der der Oscillarien besteht bekanntlich (vgl. z. B. Lemmermann, S. 17) ein durchgreifender Unterschied darin, daß die Oscillarien sich bei der Vorwärtsbewegung stets um ihre Längsachse drehen, also spiralig vorwärts schrauben, während den Nostocaceeen diese Drehung fehlt. Trotzdem führe ich die Bewegungsmechanik bei beiden auf das gleiche Prinzip zurück.

Fechner kommt zu dem Schluß, daß die Bewegung der Oscillarien durch die Verquellung eines vom Faden ausgeschiedenen Schleimes zustande kommt. Die Mechanik der Bewegung stellt er sich folgendermaßen vor: Der am Ende eines jeden Fadens nach innen abgeschiedene Schleim ist stark quellbar und anisotrop. Die Hauptachse seines Quellungsellipsoids bildet mit der Längsachse des Fadens einen spitzen Winkel, und zwar sowohl in der Radial- wie in der Tangentialebene. Beim Aufquellen muß daher der Schleim, soweit er eine feste Grundlage und genügend Widerstand am Faden findet, diesen in der Richtung seiner Längsachse unter gleichzeitiger Rotation um dieselbe in Bewegung setzen.

Auch bei den Nostocaceen findet die Bewegung durch die

Verquellung eines von dem Faden ausgeschiedenen Schleimes statt. Die Lage der Hauptquellungsachse des Schleims muß aber bei Nostoc eine andere sein als bei den Oscillarien. Da die Nostocaceen nicht rotieren, muß bei ihnen die die Drehung hervorrufende Komponente bei der Schleimquellung fehlen. Die Hauptquellungsachse kann also nur in der Radialebene des Fadens mit seiner Längsachse einen Winkel bilden, während ihre Richtung in der Tangentialebene mit der Längsachse des Fadens zusammenfällt. Dann muß bei eintretender Quellung der Faden ohne Drehung vorwärts geschoben werden.

Auf gewisse morphologische Erscheinungen, welche die Annahme solcher Quellungsrichtungen stützen, hat Fechner (S. 348) aufmerksam gemacht und auch auf die diesbezügliche Beobachtung Fischers (S. 8) hingewiesen. Auch Klebs Feststellungen (S. 392) über radiale Strahlungen in der Gallerte von Sphaerozyga sind in diesem Zusammenhang zu nennen.

Ein weiterer Unterschied zwischen Oscillarien und Nostocaceen besteht in der Angriffsweise der bewegenden Kraft. Dieselbe ist nach Fechner bei den Oscillarien hauptsächlich auf das jeweilige Vorderende des Fadens lokalisiert, die Spitze zieht den Faden also gewissermaßen vorwärts. Anders bei den Nostocaceenhormogonien. Bei ihnen kann die Hauptkraft nicht auf die voranskriechende Spitze des Fadens beschränkt sein, weil die Fäden, wenn sie auf ein Hindernis stoßen, sich zusammenschieben und seitlich ausbeulen. Es muß also entweder lediglich, oder doch wenigstens neben einer Zugwirkung, ein Schieben vom hinteren Teil des Fadens vorliegen. Zum gleichen Schluß führt die Beobachtung, daß bei entgegengesetzter Bewegung in den Fadenenden ein Zusammenschieben des Fadens und Ausbeulen in der Mitte stattfindet, das schließlich zur parallelen Nebeneinanderlagerung der Fadenhälften führt, wobei die Mitte des Fadens zur voranskriechenden Spitze wird. Hier ist eine Zugwirkung von der Spitze aus völlig ausgeschlossen. Bei Oscillarien kommen ähnliche Bildungen vor, die aber ganz andere mechanische Ursachen haben. Wenn dort die Fadenhälften in verschiedener Richtung reagieren, können dafür nach Fechners Darstellung (S. 319 ff. und S. 337 ff.) nur an beiden Enden gleichzeitig wirkende Zugkräfte in Be-

tracht kommen. Durch die Quellungsrichtung des Schleimes wird der Faden am Vorderende in Rotation versetzt und vorwärts getrieben. Wenn der gleiche Vorgang gleichzeitig auch am entgegengesetzten Ende stattfindet, rotiert dieses Ende in entgegengesetzter Richtung wie das andere. Dadurch findet ein zopfiges Aufdrehen des Fadens, von der Mitte beginnend, statt. Trotz einer an beiden Enden herrschenden Zugkraft muß durch die Aufdrehung eine Rückwärtsbewegung der Enden gegen die Mitte stattfinden unter Voranschieben der Fadenmitte.

Bei Nostoc kommt ein zopfiges Aufdrehen niemals vor, weil die Fäden durch den Schleim nicht in Rotation versetzt werden. Wenn eine Bewegung von den Enden gegen die Mitte bei ihnen eintritt, kann man sie nicht mit einer Zugwirkung von den Enden erklären, sondern muß eine Druckwirkung annehmen.

D. Der Ort der Schleimausscheidung und die Umkehr der Bewegung.

Die einseitig gerichtete Vorwärtsbewegung der Fäden wurde im vorigen Abschnitt durch eine Druckwirkung des verquellenden Schleimes erklärt. Wie haben wir aber das Zustandekommen der Umkehr aufzufassen? Bei den Oscillarien ist der Richtungswechsel nach Fechners Beobachtungen leicht vorstellbar. Dort findet an beiden Enden eines Fadens eine nach innen — also entgegengesetzt — gerichtete Schleimabsonderung statt. Durch Betätigung derselben am einen Ende und Einschränkung oder völligen Stillstand der Abscheidung am anderen kommt die einseitig gerichtete Bewegung zustande. Einschränkung der Absonderung am bisherigen Vorderende und gleichzeitige Verstärkung an dem bis jetzt hinteren Teil muß natürlich zur Umkehr führen.

Zu diesem Resultat kommt Fechner durch künstliche Sichtbarmachung der Schleimbewegung mittels Indigoteilchen und Tuschelösung. Gleiche Versuche führte ich an Nostoc-Hormogonien aus, sie schlugen aber fehl. Jedoch auch ohne diese Hilfsmittel läßt sich aus dem vorliegenden Beobachtungsmaterial der Schluß ziehen, daß die Schleimausscheidung bei den Nostoc-Hormogonien nicht auf die Enden der Fäden beschränkt sein kann

Das zeigen folgende Tatsachen:

1. Es steht fest, daß bei der Bewegung ein Druck von dem hinteren Fadenteil auf den vorderen ausgeübt wird. Das Verhalten der Fäden (sowohl Keimlinge wie Hormogonien) bei mechanischer Hemmung der Spitze zeigt das. Dieser Druck kann sicher nicht nur von den Zellen am hinteren Ende allein ausgeübt werden, denn ein gerades Vorwärtskriechen der leicht verbiegbaren Fäden ist unmöglich ohne gleichzeitige aktive Bewegung seines vorderen Teils.

2. Abgesehen von den Enden sind bestimmt auch andere Punkte eines Fadens zu gerichteter Schleimausscheidung fähig. Das beweist die gleichzeitige, verschieden gerichtete Bewegung an mehreren Stellen eines Fadens.

3. Bereits ein Komplex von nur 2 Zellen ist in der Lage vollständig selbständig die Umkehrreaktion auszuführen. Das ist ohne weiteres ersichtlich aus dem Verhalten von Fadenbruchstücken, die von einem längeren Faden abgerissen sind.

Auf Grund dieser Tatsachen darf man sich mit einer gewissen Berechtigung vorstellen, daß überhaupt jede Zelle eines Fadenverbandes an der aktiven Bewegung teilnimmt, und daß sie auch fähig ist, die Richtung der Bewegung umzuschalten.

Dabei ist es nicht nötig, daß die Schleimausscheidung immer unter allen Umständen durch alle Zellen gleichzeitig stattfindet, sie kann zeitweilig an den Enden stärker sein als in der Mitte oder umgekehrt, oder es kann die Ausscheidung an einem Ende über die am anderen überwiegen, ohne daß dadurch die Reaktionsfähigkeit beeinträchtigt wird.

Die Umkehr der Fäden käme also nicht durch Übertragung der Bewegung von einem Ende des Fadens zum antagonistisch wirkenden anderen zustande, sondern durch Umschaltung der Bewegung in jeder einzelnen Zelle.

Wie nun allerdings in der Zelle die Umkehr der Bewegung bewerkstelligt wird, bleibt unaufgeklärt. Ob die Zelle aktiv der Schleimaussonderung eine andere Richtung zu geben vermag, so daß die Angriffsrichtung der Hauptquellungsachse des Schleims geändert wird, ob sie über die Ausscheidung von zwei verschiedenen Schleimen verfügt, deren Quellungsrichtung ent-

gegengesetzt ist, oder was sie sonst noch für Mittel zur Verfügung hat, das ist einstweilen noch vollkommen unklar.

Auf die gleiche Schwierigkeit stößt übrigens auch die Fechnersche Theorie über die Bewegung bei den Oscillarien. Durch die Lage der antagonistisch wirkenden Schleimausscheidung an den beiden Enden des Fadens scheinen die Verhältnisse bei ihnen einfacher zu sein. Tatsächlich tritt aber auch bei den Oscillarien in gewissen Zeitpunkten der Entwicklung die gleiche Schwierigkeit auf. Nach Zerreißen eines Fadens sind die Teilstücke wieder reaktionsfähig, die Schleimausscheidungszellen müssen sich also aus den mittleren Zellen des ursprünglichen Fadens neu ausgebildet haben. Und zwar so, daß an den entgegengesetzten Enden auch entgegengesetztgerichtete Schleimverquellung herrscht. Wenn Fechner (S. 348) »vielleicht schon besonders dazu prädestinierte« Zellen annimmt, so ist er damit der Lösung der Frage natürlich noch nicht wesentlich näher gekommen, denn es bleibt dadurch noch unerklärt, welche Faktoren es bewirken, daß die Hauptquellungsachse des Schleims die erforderliche Richtung erhält. Außerdem geht aber auch aus Fechners Versuch No. XXX, 3 vom 13. XI. 1914 (S. 339) — wenn ich ihn recht verstehe — hervor, daß die Drehungsrichtung des Schleims an den Enden des Fadens umschlagen kann. Fechner schreibt: »Ein langsam positiv kriechender Faden zeigte an seiner ganzen vorderen Hälfte eine Schraubenbewegung der Körnchen von links oben nach rechts unten. Während der Faden seine positive Bewegung fortsetzte, bemerkte ich am hinteren Ende jetzt ein Körnchen, welches gleichfalls von links nach rechts drehte. Ganz plötzlich kehrte es aber um und bewegte sich in einer Schraubenlinie von rechts unten nach links oben. Zugleich bewegte sich der ganze Faden rasch negativ. An der positiven Seite sah ich nun eine Bewegung der Körnchen von rechts nach links, welche aber kurz darauf wieder in eine Schraubenbewegung von links oben nach rechts unten überging...« Auch bei Oscillarien kommt also eine Veränderung in der Quellungsrichtung des Schleims auf eng begrenzten Gebieten vor. Das legt die Vermutung nahe, daß also auch bei ihnen wenigstens unter Umständen die Zellen fähig sind, verschieden

gerichtete Schleimverquellung zu erzeugen. Die Erklärung des Zustandekommmens der Umkehr stößt also bei den Oscillarien auf dieselben Schwierigkeiten wie bei den Nostoc-Hormogonien. Bei beiden Organismen steckt im Zustandekommen der Quellungsrichtung des Schleims ein noch ungelöstes Problem.

Über die Entstehung des Schleimes bei den Nostoc-Hormogonien läßt sich vorläufig nichts Sicheres angeben. Es besteht die Möglichkeit, daß er durch eine Metamorphose aus der Zellwand hervorgeht, oder daß er von dem Protoplasma aus dem Inneren der Zelle durch die Membran hindurch nach außen abgeschieden wird. Der zweite Typus ist nach Klebs bei den Algen ziemlich häufig, ob er auch bei Spaltalgen vorkommt, ist jedoch unsicher (S. 393). Correns (S. 140) nimmt es zwar vermutungsweise an, nach Strasburger (II, S. 190) ist es dagegen nicht unwahrscheinlich, daß bei manchen Cyanophyceen Gallerte durch Umwandlung der Zellhaut gebildet wird. Bei Oscillarien beobachtete Fechner (S. 348) mit dem Polarisationsmikroskop gleiche Erscheinungen am Schleim wie an der Zellwand und hält deshalb den einen für aus der anderen hervorgegangen. Ob der gleiche Ursprung auch bei den Nostocaceen anzunehmen ist, bleibt unentschieden. Nach Klebs kommt bei den Schizophyten eine Reihe von Verschiedenheiten im Verhalten der Gallerte vor, so daß auch die Entstehung des Schleims bei den verschiedenen Vertretern nicht auf die gleiche Ursache zurückgeführt zu werden braucht. Die ganze Physiologie der Bewegungserscheinungen bei den Nostocaceen (vgl. S. 56ff.) scheint mir mehr für eine direkte Mitwirkung des Protoplasmas an der Bildung des Schleimes als für einen Metamorphoseprozeß der Membran zu sprechen. Die Eigenschaft der Anisotropie ist ja allerdings ohne weiteres verständlich, wenn man sich den Schleim als ein Produkt der Membran vorstellt, es bietet aber keine Schwierigkeit, auch einen vom Protoplasma direkt gebildeten Stoff mit gleichen Eigenschaften ausgerüstet zu denken. Auch die Möglichkeit des Durchtritts des Schleims aus dem Zellinneren durch die Membran ist nicht unvorstellbar. Correns (S. 140) hat für diesen Zweck gewisse Struktureigentümlichkeiten in den Membranen von Oscillaria

vermutungsweise als Tüpfel gedeutet. Dieser Anschauung ist jedoch von Kolkwitz (S. 465) widersprochen worden, dem dagegen die Membranen der Oscillarien »entsprechend der Struktur in bezug auf Permeabilität inhomogen zu sein« scheinen. Wie dem auch sei, selbst bei einer völlig homogenen Membran bleibt ein gleichmäßiger Durchtritt eines Stoffes aus dem Zellinneren immer noch möglich.

E. Einfluß von Temperatur und Licht auf die Geschwindigkeit der Bewegung.

Die Geschwindigkeit der Bewegung der Nostoc-Hormogonien wird stark beeinflußt von der herrschenden Temperatur und Lichtintensität.

Bei Erhöhung der Temperatur um 10^0 C wird die Geschwindigkeit ungefähr verdoppelt. Das van't Hoffsche Gesetz hat also für die Bewegung der Nostoc-Hormogonien Gültigkeit. Das trifft zu innerhalb der ungefähren Temperaturgrenzen 5^0 bis 30^0 C über Null. Unter 5^0 C ist die Bewegung wesentlich langsamer als nach dem Gesetz zu erwarten ist. Der nach der Kanitzschen RGT-Regel (Kanitz, S. 9) berechnete Temperaturquotient Q_{10} ist hier nicht wie zwischen 5 und 30^0 ungefähr 2, sondern größer. Er steigt in einem Maße, wie es bei anderen Erscheinungen, für welche die Reaktionsgeschwindigkeit-Temperatur-Regel Gültigkeit hat, wohl nur selten beobachtet worden ist. Wenigstens sind in der Kanitzschen Zusammenstellung keine Werte über 600 vorhanden, während Q_{10} bei den hier zugrunde liegenden Versuchen in der Nähe des Nullpunktes bis fast 1000 steigt, ohne daß die Bewegung im Anschluß daran aufhörte. Das Optimum für die Bewegung liegt bei ungefähr 30^0 C, hat also eine ähnliche Lage, wie das für die Bewegung von Algenschwärmern, das nach Strasburger (I, S. 62) zwischen 30—40^0 C liegt. Es führt nicht rasch zum Maximum, sondern weitere Temperatursteigerung bis ungefähr zur Mitte der 30er Grade übt nur einen unbedeutenden Einfluß auf die Geschwindigkeit aus. Sie schwankt innerhalb dieser Grenzen etwas auf und ab und wird im ganzen allmählich etwas langsamer. Der Abfall ist jedoch so gering, daß man die

ganze Zone zwischen 30° und 35° C als Optimum bezeichnen darf. Darauf nimmt die Geschwindigkeit stärker ab, aber ebenfalls nur relativ langsam. Erst oberhalb 40° C tritt sehr plötzlich Wärmestarre ein.

Ähnliches Verhalten ist ja bereits für eine Reihe von Lebensvorgängen auf tierischem und pflanzlichem Gebiet konstatiert worden, die von Kanitz neuerdings zusammengestellt worden sind. Daß die Bewegungsgeschwindigkeit von Pflanzen sich mit der Temperatur dem van't Hoffschen Gesetz entsprechend verändert, wurde bisher jedoch nur für einen einzigen Fall — und auch dort nur in beschränktem Umfang nachgewiesen. Nach Vouk (S. 669 ff.) kriechen die Plasmodien des Myxomyceten Didymium nigripes bei 25° mit der doppelten bis dreifachen Geschwindigkeit als bei 15°. Der Bewegungsvorgang bei den Myxomycetenplasmodien ist aber eine direkte Folge der Protoplasmaströmung und steht daher mit der Bewegung der Nostocaceen in gar keinem Zusammenhang, so daß in der vorliegenden Untersuchung zum erstenmal die Gültigkeit des van't Hoffschen Gesetzes für eine nicht auf Protoplasmaströmung beruhende pflanzliche Ortsbewegung erwiesen ist.

Das Licht fördert ebenfalls die Bewegung. Bei schwachem Licht ist die Geschwindigkeit geringer als bei starkem — ein Vorgang, den Oltmanns (S. 314) an Volvox und Nienburg an Oscillarien (S. 186) ebenfalls konstatieren konnte. Nach den Nienburgschen Untersuchungen waren allerdings viel größere Differenzen zu erwarten, als tatsächlich bei Nostoc beobachtet wurden. Die Nostoc-Hormogonien scheinen demnach unempfindlicher gegen Lichtintensitätsschwankungen zu sein, als die Oscillarien — vielleicht erklärt sich der Unterschied aber auch dadurch, daß die von Nienburg verwendeten Pauspapierabblendungen stärker wirkten, als aus seiner Darstellung hervorgeht, oder daß er mit schwachem Licht arbeitete, bei dem auch bei Nostoc die Wirkung ziemlich intensiv ist. Da nähere Angaben bei Nienburg fehlen, kann dieser — an sich ja nicht sehr wesentliche — Punkt nicht entschieden werden.

Die Versuche über den Einfluß der Lichtintensität auf die Geschwindigkeit wurden innerhalb der Grenzen 3 und 20000

Meterkerzen ausgeführt. Weitere Steigerung der Lichtstärke war mir einstweilen in Ermangelung einer geeigneten Lichtquelle nicht möglich. Eine Prüfung der Geschwindigkeit bei noch hellerem Licht wäre jedoch erwünscht im Hinblick auf die Möglichkeit, daß dann die Geschwindigkeit wieder abnehmen könnte. Infolge der Tatsache, daß die Geschwindigkeitssteigerung bei intensivem Licht geringer ist als bei schwachem, ist dafür eine gewisse Wahrscheinlichkeit vorhanden. Auch die durch Famintzin zuerst beobachtete und zuletzt von Pieper wieder bestätigte Eigenschaft von Cyanophyceen (Oscillarien), sowohl schwaches wie sehr starkes Licht zu fliehen und sich am Orte »optimaler« Lichtintensität zu sammeln, legt die Vermutung nahe, daß auch in bezug auf die Geschwindigkeit ein Lichtoptimum besteht, in welchem die Bewegung am raschesten ist. Bei weiteren Untersuchungen würde sich dann vielleicht auch für die Geschwindigkeit der Bewegung ein Lichtminimum, Maximum und Optimum nachweisen lassen.

Einstweilen kennen wir keinen dieser Punkte. Auch das Lichtminimum nicht. Während nach Oltmanns eine Reihe von Algen im Dunkeln ruhen, ist es mir zweifelhaft, ob bei den Nostochormogonien das Fehlen von Licht immer zur vollkommenen Unbeweglichkeit führt. Schon Famintzin fand, daß Oscillarien im Dunkeln sehr schwach kriechen, und ich selbst sah auch stets in bis 24 Stunden verdunkelt gewesenen Kulturen mit Nostoc-Hormogonien, mindestens nach einigem Suchen, langsam bewegliche Fäden. Auch bei viele Wochen währender Aufzucht von Kulturen auf organischen Substraten unter vollkommenem Lichtabschluß war aus der Verteilung der frisch aus Hormogonien entstandenen Kolonien stets ein — wenn auch nur geringes — Ausschwärmen der Hormogonien ersichtlich. Zugegeben muß allerdings werden, daß diese Bewegungen im Dunkeln ganz außerordentlich schwach gegenüber denen im Licht sind, und daß die Bewegung auch immer nur bei einer ganz geringen Zahl von Fäden zu beobachten ist.

Eine genau formulierbare, gesetzmäßige Beziehung zwischen der Zunahme der Geschwindigkeit und der Lichtintensität ist bei Nostoc einstweilen noch nicht zu erkennen. Sicher ist, daß bei schwachem Licht eine Verstärkung der Lichtintensität viel

intensiver beschleunigend wirkt, als bei starkem Licht. In einem bestimmten Fall (Versuch 9) bewirkte z. B. die Vermehrung der Intensität von 3 auf 5 Kerzen eine Erhöhung der Geschwindigkeit von 9,5 auf 8,7″ für den Weg von 6,665 μ. Der Faden legte also in 1″ 0,60 beziehungsweise 0,78 μ zurück. Würde die Vermehrung der Lichtintensität um 2 Kerzen stets eine ebenso starke Steigerung der Geschwindigkeit bewirken, so würde der Faden bei 20000 Kerzen in 1″ fast 2 mm zurücklegen, eine für einen kriechenden Mikroorganismus fabelhafte Geschwindigkeit. Die tatsächlich erreichte Geschwindigkeit bei 20000 Kerzen betrug aber nur 1,19 μ, also noch nicht einmal das doppelte von der Geschwindigkeit bei schwachem Licht. In anderen Fällen war die Steigerung der Geschwindigkeit bei geringer Lichtintensität nicht so extrem, stets war aber der Einfluß des Lichtes unterhalb etwa 100 Kerzen ziemlich erheblich, oberhalb davon jedoch nur außerordentlich gering.

Die Gültigkeit des van't Hoffschen Gesetzes regt zur Diskussion der Frage an, ob der ganze Bewegungsvorgang nicht als ein rein chemisch-physikalischer Prozeß aufzufassen sei. Nach der in vorliegender Arbeit angenommenen Anschauung tritt bei den Cyanophyceen ein Verquellen der Schleimmassen ein, welche den Faden umgeben, und dadurch wird der Faden mechanisch vorwärtsgeschoben. Die Bewegung kommt also durch Wasseraufnahme, einen rein physikalischen Vorgang zustande. Daß dazu das Leben der Cyanophyceen nicht immer nötig ist, zeigen die Beobachtungen Lemmermanns (S. 18), der an Herbarmaterial von Phormidium innundatum, das sicher tot war, feststellte, daß die Fäden aus den Scheiden schnellten, als er sie in Wasser brachte.

Zum Verständnis der Abhängigkeit der Geschwindigkeit von der Temperatur kann man annehmen, daß bei der Bewegung der Nostoc-Hormogonien die Verquellung des Schleims mit steigender Temperatur immer stärker wird und dadurch eine immer weiter gehende Erhöhung der Geschwindigkeit eintritt. Der zur Verquellung gelangende Schleim muß aber stets ersetzt werden, und diesen Ersatz haben die lebenden Zellen zu leisten. Die Bewegung muß daher an der allgemeinen Temperaturgrenze der meisten Lebensvorgänge zum Stillstand

kommen. Während also der eine Prozeß, die Verquellung, dauernd fortschreitet mit Temperatursteigerung, ist das bei dem das Material dafür liefernden Vorgang nur begrenzt der Fall. Schon bei etwas unter 30° C macht sich die Wärme für die Lebensvorgänge unangenehm geltend — es ist das der Punkt, der für viele Prozesse das Optimum darstellt (vgl. Kanitz, Pfeffer, S. 78) — sie erfahren keine weitere Steigerung mehr, ohne jedoch schon eine starke Verzögerung zu erfahren. Da die Verquellung noch an Geschwindigkeit zunimmt, so halten sich beide Prozesse eine Zeitlang ungefähr die Wage, die Geschwindigkeit der Bewegung bleibt fast konstant. Erst bei stärkerer Schädigung der Lebensprozesse gewinnt die Verzögerung der Schleimausscheidung die Oberhand, und allmählich wird die Geschwindigkeit immer geringer, bis sie, wenn die Schleimausscheidung aufhört, ziemlich plötzlich zum Stillstand kommt.

Während sich in der Nähe des Maximums also die beiden Prozesse der Schleimbildung und der Quellung entgegenwirken und dadurch ein breites Optimum mit ziemlich plötzlich eintretendem Maximum hervorrufen, werden die beiden antagonistischen Vorgänge in der Gegend des Minimums im gleichen Sinne von der Temperatur beeinflußt. Die niedrige Temperatur verlangsamt sowohl die Abwicklung der Lebensprozesse wie die der Verquellung. Das muß dazu führen, daß die Verzögerung der Bewegungsgeschwindigkeit bei tiefer Temperatur größere Werte erreicht vor Eintritt der Kältestarre als vor der Wärmestarre. Die in Tabelle 16 wiedergegebenen Werte für Q_{10} stimmen mit dieser Folgerung überein.

Diese Darlegungen sollen nur einen Versuch zu einer Erklärung darstellen, welche Faktoren vielleicht den Verlauf der Reaktionsgeschwindigkeitstemperaturkurve beeinflussen. Vielleicht kommen die Verhältnisse auch in ganz anderer Weise zustande. Abgesehen von manchen anderen Erscheinungen der Pflanzenphysiologie, die Kanitz zusammengestellt hat, bei denen analoge Zustände herrschen, ohne daß man ohne weiteres die Wirkung zweier antagonistischer Faktoren hinzuziehen könnte, spricht auch die Abhängigkeit der Geschwindigkeit der Hormogonienbewegung vom Lichte dafür, daß den physikalischen

Quellungsvorgängen keine direkt ausschlaggebende Mitwirkung für das Zustandekommen der Geschwindigkeit zukommt.

Die Geschwindigkeit der Bewegung steigt nicht proportional der Lichtstärke, sondern hängt bei schwachen Lichtintensitäten in viel höherem Maße von einer Intensitätsveränderung ab, als bei starkem Licht. Der Einfluß des Lichtes auf die Bewegung kann also nicht als ein einfacher photochemischer Prozeß gedeutet werden, da bei einem solchen im allgemeinen die Reaktionsgeschwindigkeit proportional der auffallenden Lichtintensität ist (Weigert 1912).

Daß die Beziehungen zwischen Lichtstärke und Kriechgeschwindigkeit komplizierter Natur sind, zeigt auch sehr klar die Tatsache, daß es Fäden gibt, die zwar normal beweglich sind, aber gar keinen Einfluß der Lichtintensität auf die Geschwindigkeit der Bewegung erkennen lassen.

Für das Zustandekommen der Bewegung der Nostoc-Hormogonien kommen demnach nebeneinander zwei Prozesse in Betracht, ein mechanischer — die Quellung des Schleims, und ein komplizierter physiologischer — die Ausscheidung des Schleimes durch die lebende Zelle.

F. Der Ort der Reizaufnahme.

Die Annahme, das bezüglich der Bewegungsreaktion alle Zellen als vollwertige, selbständige Individuen zu betrachten sind, führt dazu, sie für ebenso selbständig für die Aufnahme von Außenreizen zu halten.

Diese Schlußfolgerung ist durch Nienburg für die Perzeption des Lichtreizes durch Oscillarien auch bereits experimentell bewiesen worden. Bei den Nostoc-Hormogonien lassen die oben geschilderten Teilreaktionen der Fäden nach Verdunkelung und nach mechanischer Hemmung eine andere Erklärung ebenfalls nicht zu.

Die Forderung einer gleichmäßig verteilten Sensibilität über alle Zellen steht in gewissem Gegensatz zu manchen Beobachtungen bei anderen niederen, phototaktischen Organismen, bei denen die Perception auf eine lokale Zone beschränkt ist. Auf Grund seiner eigenen Untersuchungen und der Ergebnisse

von Forschern wie Cohn, Engelmann (I), Jennings, Francé, Buder (II) u. a. hält es Oltmanns für nicht ausgeschlossen, daß trotz der gegenteiligen Resultate Nienburgs sich auch bei Oscillarien bei weiteren Versuchen — besonders bei Anwendung stärkerer Lichtquellen — doch noch die Spitze der Fäden als empfindlich erweist.

Selbstverständlich kann eine Entscheidung über die Sensibilitätsverteilung bei den Cyanophyceenfäden nur durch das Experiment herbeigeführt werden, rein theoretische Erwägungen scheinen mir aber zu zeigen, daß ohne solche widerlegenden Versuche wenig Ursache besteht, die Perzeption des Lichtes bei den Oscillarien anders zu vermuten, als es Nienburgs Experimente ergeben haben.

Die Vermutung, daß auch bei Oscillaria für die phototaktische Reizaufnahme eine lokalisierte Spitzenempfänglichkeit bestehe, wird von Oltmanns auf die Verteilung der Sensibilität bei Organismen wie Volvox, Euglena, Thiospirillum u. a. zurückgeführt. Das sind Organismen, welche auch im morphologischen Bau eine Polarität aufweisen, Vorder- und Hinterende sind deutlich unterschieden, und die auf die Spitze beschränkte Empfindlichkeit ist bei ihnen dauernd festgelegt. Anders bei den in Frage stehenden Cyanophyceen. Eine morphologische Differenzierung von vorne und hinten fehlt ihnen, auch physiologisch ist sie nicht vorhanden, denn die Fäden kriechen mit gleicher Leichtigkeit und Ausdauer in der Richtung des einen wie des anderen Endes. Sie haben also 2 Spitzen. Man müßte also, um eine lokalisierte Perzeptionszone ähnlich wie bei den polaren Schwärmern zu konstruieren, 2 Perzeptionszonen annehmen — dann bestände aber die gewünschte Analogie mit den einseitig polaren Pflanzen auch nicht, weil bei denen das hintere Ende unempfindlich ist. Wollte man die volle Analogie herstellen, so könnte man annehmen, daß infolge von Korrelationswirkungen stets nur die vorankriechende Spitze sensibel sei, der andere Pol aber ausgeschaltet wäre — aber auch jetzt wäre die Übereinstimmung nicht vollständig, denn die feste Lage der Perzeptionszone wäre nicht gewahrt.

Es scheint mir demnach kein Grund zu bestehen, lediglich im Hinblick auf das Verhalten gewisser anderer phototaktischer

Organismen eine Spitzenempfindlichkeit für das Licht bei den Cyanophyceen — sowohl Oscillarien wie Nostoc-Hormogonien — zu vermuten.

Auf realerer Grundlage ruht die Annahme einer Spitzenperzeption dagegen bei Berücksichtigung der Fechnerschen Beobachtungen über die Aufnahme chemischer Reize bei den Oscillarien. »Die Reizaufnahme geschieht hauptsächlich[1] an den beiden Spitzen, die Reizreaktion stets an den entgegengesetzten Enden des Fadens; mithin findet eine Reizleitung statt« (S. 362). Es perzipieren also sowohl die Vorderspitze wie das Hinterende den Reiz, aber auch die übrigen Zellen, denn »traf der repulsiv wirkende Reizstoff nur die Mitte des Fadens, so fand zunächst eine bedeutende Verlangsamung, oder bei höherer Konzentration häufig auch eine völlige Sistierung der Bewegung statt« (S. 322). Also auch bei der Aufnahme des chemischen Reizes durch die Oscillarien besteht keine vollkommene Analogie mit der oben angeführten Gruppe von Organismen.

Auch auf Grund dieses Verhaltens liegt also keine Berechtigung vor, auf eine fest lokalisierte Verteilung der Lichtempfindlichkeit bei den Cyanophyceen zu schließen. Das ist für die Nostoc-Hormogonien um so weniger der Fall, als ihnen die Differenzierung fehlt, die bei den Oscillarien durch die hauptsächliche Beschränkung der die Bewegung auslösenden Schleimausscheidung auf die Fadenenden gegeben ist.

Ich bin daher der Ansicht, daß ebenso wie für die Bewegung auch bezüglich der Reizperzeption und Reaktion jede Zelle eines Nostoc-Hormogoniums als vollkommen selbständiges Individuum zu betrachten ist. Diese Vorstellung schließt natürlich nicht aus, daß ein an einer bestimmten Stelle des Fadens aufgenommener Reiz den übrigen Zellen zugeleitet wird.

Ich hoffe im übrigen auf diesen Punkt in anderem Zusammenhang in Bälde zurückzukommen.

Zusammenfassung.

Die Keimlinge von Nostoc sind bei sehr üppiger organischer Ernährung unbeweglich, schlechter ernährte Keimfäden befinden

[1]) Von mir gesperrt.

sich dagegen in einer dauernden Hin- und Herbewegung in der Öffnung der Sporenhülle. Sie kriechen (ebenso wie die Keimlinge von Anabaena und Cylindrospermum) in der Längsrichtung des Fadens ein kurzes Stück vorwärts, ruhen einige Zeit und bewegen sich dann wieder in die Sporenhülle zurück.

In späteren Lebensstadien kriechen die Fäden ohne Umkehr frei über das Substrat weg. Nur unter besonderen Bedingungen sind an ihnen gelegentlich anscheinend »autonome« Umkehrungen der Bewegung zu beobachten.

Umkehr der Bewegung kommt durch Reize zustande. Sie tritt ein, wenn die Hormogonien auf ein mechanisches Hindernis stoßen, oder wenn sie plötzlich aus dem Lichte in Dunkelheit geraten.

Der Umkehr geht stets eine 1 bis 2 Minuten dauernde Ruhezeit vorauf, in welcher der Faden unbeweglich ist.

Bei kurzen Fäden schalten meistens alle Zellen ihre Bewegung um, so daß sich der ganze Faden rückwärts bewegt. Diese Richtung wird solange beibehalten, bis ein neuer Reiz den Faden zur abermaligen Umkehr veranlaßt.

Bei längeren Hormogonien treten dagegen oft Teilreaktionen ein. Bei Anlauf gegen ein mechanisches Hindernis schaltet oft nur der vorankriechende Spitzenteil seine Bewegung um, das Hinterende kriecht aber unverändert weiter. Die alte Bewegung im hinteren Teil wird dann entweder nach kürzerer oder längerer Zeit auch umgeschaltet, oder sie bleibt dauernd bestehen.

Analoge Erscheinungen treten auch im Anschluß an Verdunkelung auf. Je nachdem, ob die Fadenenden gegeneinander gerichtete oder sich fliehende Bewegungsbestrebung haben, tritt ein gestaltsveränderndes Zusammenschieben und seitliches Ausbeulen der Fäden oder ein Zerreißen ein. Die Bruchstücke, die nicht immer gleiche Länge zu haben brauchen, sind sofort zu selbständiger Reaktion fähig. Außer in den beiden Enden eines Hormogoniums kann auch in seiner Mitte eine selbständige Bewegung einsetzen.

Die Selbständigkeit verschiedener Fadenteile äußert sich nicht nur in der Bewegungsrichtung, sondern auch im zeitlichen Beginn der Bewegung.

Die Geschwindigkeit der Bewegung ändert sich mit den Altersstadien der Fäden und ist auch individuellen Schwankungen unterworfen. Sie wird stark beeinflußt von der herrschenden Temperatur und der Lichtintensität.

Bei Erhöhung der Temperatur um je 10° C wird die Geschwindigkeit ungefähr verdoppelt. Das van't Hoffsche Gesetz hat also für die Bewegung Gültigkeit. Das Optimum der Geschwindigkeit liegt bei ungefähr 30° C, weitere Temperatursteigerung bleibt zunächst ohne Einfluß, oberhalb etwa 35° C tritt Verlangsamung, und bei ungefähr 40° C Wärmestarre ein. In der Nähe von 0° ist die Bewegung unverhältnismäßig stark verlangsamt.

Bei intensivem Licht kriechen die Fäden schneller als bei schwachem. Helligkeitsabstufungen bei niedrigen Lichtintensitäten (unter 100 M.-K.) haben einen bedeutend stärkeren Einfluß auf die Änderung der Geschwindigkeit als Intensitätsvariationen bei starkem Licht. Manche Fäden sind ganz unempfindlich gegen Schwankungen der Beleuchtungsstärke.

Aus dem experimentellen Tatsachenmaterial wurde folgende theoretische Anschauung über die Mechanik der Bewegung gefolgert:

Die Bewegung kommt durch die Verquellung eines anisotropen Schleimes zustande, dessen Hauptquellungsachse in der Radialebene des Fadens mit der Fadenlängsachse einen spitzen Winkel bildet, so daß der Faden ohne Drehung vorwärts geschoben wird. Die wirksame Kraft ist nicht lediglich oder vorwiegend auf die Endzellen beschränkt, wie bei den Oscillarien sondern gleichmäßig über den ganzen Faden verteilt anzunehmen. Die Bewegung des Fadens beruht daher nicht auf einem von der Spitze ausgehenden Zug sondern auf einer Druckwirkung in der Richtung gegen die Spitze. Zur Ausscheidung des Schleims sind alle Teile des Fadens befähigt. Jede einzelne Zelle ist sowohl bezüglich der Reizaufnahme als auch bezüglich der dadurch bedingten Reaktion, der gerichteten Schleimausscheidung, als selbständiges, von den übrigen Zellen des Fadens unabhängiges Individuum zu betrachten. Jede Zelle ist in der Lage, den Winkel zwischen der Richtung der für die Bewegung wirksamen Hauptquellungsachse des Schleims und

der Längsachse des Fadens so zu ändern, daß die wirksame Kraft in entgegengesetzter Richtung zur Geltung kommt. Dadurch entsteht die Umkehr der Bewegung. Wie dieser Vorgang im einzelnen erfolgt, bleibt vorläufig noch unaufgeklärt.

Würzburg, Botanisches Institut.
(z. Z. im Felde.)

Literatur.

Brand, F., Morphologisch-physiologische Betrachtungen über Cyanophyceen. Beih. z. botan. Centralbl. 1903. **15,** 31.

Buder, J. (I), Zur Kenntnis des Thiospirillum jenense und seiner Reaktionen auf Lichtreize. Jahrb. f. wiss. Botan. 1915. **56,** 529.

—, (II), Chloronium mirabile. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1914. **31,** (80).

Cohn, F., Über die Gesetze der Bewegung mikroskopischer Tiere und Pflanzen unter Einfluß des Lichtes. Jahresber. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1864. **42,** 35.

Correns, C., Über die Membran und die Bewegung der Oscillarien. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1903. **21,** 302.

Engelmann, Th. W., (I), Über Licht und Farbenperzeption niederster Organismen. Pflügers Archiv f. Physiol. 1882. **29,** 387.

—, (II), Bacterium photometricum, ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinns. Ebenda. 1883. **30,** 95.

—, (III), Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht. Bot. Ztg. 1888. **46,** 661.

Famintzin, A., Die Wirkung des Lichtes auf die Bewegung von Chlamidomonas pulvisculus, Euglena viridis und Oscillatoria insignis. Mélanges biol. tirés du bull. de l'acad. imp. d. sc. de St. Petersbourg. 1866. **6,** 73.

Fechner, R., Die Chemotaxis der Oscillarien und ihre Bewegungserscheinungen überhaupt. Zeitschr. f. Bot. 1915. **7,** 289.

Fischer, L., Beiträge zur Kenntnis der Nostocaceen. Diss. Bern. 1853.

Francé, R. H., Experimentelle Untersuchungen über Reizbewegungen und Lichtsinnesorgane der Algen. Zeitschr. f. d. Ausbau d. Entwicklungslehre. 1908. **2,** 29.

Harder, R., Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Cyanophyceen. Zeitschr. f. Bot. 1917. **9,** 145.

Jennings, H. L., Die niederen Organismen, ihre Reizphysiologie und Psychologie. Deutsch von E. Mangold. Leipzig und Berlin. 1914.

Kanitz, A., Temperatur und Lebensvorgänge. Bd. I der Biochemie in Einzeldarstellungen. Berlin. 1915.

Klebs, G., Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen. 1888. **2**, 333.

Kolkwitz, R., Über Krümmungen und Membran bei einigen Spaltalgen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1897. **15**, 460.

Lemmermann, E., Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. III. Algen I. Leipzig. 1910.

Marbe, K., Tatsachen und Theorien des Talbotschen Gesetzes. Archiv f. d. ges. Physiol. (Pflüger). 1903. **97**, 335.

Nathansohn, A., und Pringsheim, E., Über die Summation intermittierender Lichtreize. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908. **45**, 180.

Nienburg, W., Die Perzeption des Lichtreizes bei den Oscillarien und ihre Reaktion auf Intensitätsschwankungen. Zeitschr. f. Bot. 1916. **8**, 161.

Oltmanns, F., Über Phototaxis. Zeitschr. f. Bot. 1917. **9**, 257.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Bd. II. 2. Aufl. Leipzig. 1904.

Pieper, A., Die Phototaxis der Oscillarien. Diss. Berlin. 1915.

Plaetzer, H., Untersuchungen über die Assimilation und Atmung von Wasserpflanzen. Verhandl. d. physik. med. Ges. z. Würzburg. 1917. N. F. **45**, 31.

Siebold, C. Th. von, Über einzellige Pflanzen und Tiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1849. **1**, 284.

Strasburger, E., I, Wirkung des Lichts und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena. 1878.

—, II, Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena. 1882.

Vaucher, Histoire des conferves d'eau douce. Genève. 1803.

Vouk, V., Untersuchungen über die Bewegung der Plasmodien. II. Teil: Studien über die Protoplasmaströmung. Denkschr. Wiener Akad. d. Wiss. Math.-natw. Kl. 1913. **88**, 653.

Weigert, F., Photochemie. Handwörterbuch d. Naturwiss. 1912. **7**, 734.

Besprechungen.

Schweinfurth, G., Im Herzen von Afrika. Reisen und Entdeckungen im zentralen Äquatorial-Afrika während der Jahre 1868—1871. Dritte, vom Verfasser verbesserte Auflage, veranstaltet von seinen Freunden. Mit Abbildungen und Karte.

Leipzig, F. A. Brockhaus, 1918. Gr. 4° 578 S., Karte.

Zu Ehren seines achtzigsten Geburtstages haben Freunde und Verehrer Schweinfurths eine neue Ausgabe seines lange vergriffenen Buches „Im Herzen von Afrika“ veranstaltet. Damit wird das klassische Werk unserer geographischen Entdeckungsliteratur auch der jüngeren Generation wieder leichter zugänglich. Die Begebenheiten, die es schildert, liegen 50 Jahre zurück, aber die Darstellung der langen Reise von Kordofan durch die Sudanländer bis zur Wasserscheide des damals noch unbekannten Kongosystems ist von unvergänglicher Frische. Was an Tatsächlichem heute nachzutragen oder zu berichtigen ist, hat Verf., ohne den ursprünglichen Text anzutasten, in zahlreichen Fußnoten hinzugefügt.

Der Botaniker findet in dem Buche fast auf jeder Seite anregende Bemerkungen, und noch jetzt, da die Flora des tropischen Afrika so viel genauer bekannt ist als zu Beginn der siebziger Jahre, hat es besonderen Reiz, das Vegetationsgemälde zu betrachten, wie es Verf. anschaulich in Wort und Bild vor uns entstehen läßt. L. Diels.

Wöltje, W., Unterscheidung einiger Penicilliumspecies nach physiologischen Merkmalen.

Centralbl. f. Bakt. II. 1918. 48, 97—130.

Die arten- und formenreiche Gattung Penicillium ist in den letzten Jahren wiederholt monographisch bearbeitet worden, beispielsweise von Stoll, Weidemann, Thom und Westling. Der Verf. der vorliegenden Arbeit untersuchte zunächst auf Anregung Wehmers, der ihm auch die 18 untersuchten Formen überließ, deren morphologische Eigen-

schaften und ihre Abhängkeit von der Art der Stickstoffernährung und erweiterte im landwirtschaftlich-bakteriologischen Institut Göttingen später die Fragestellung nach der Richtung, inwiefern eine Unterscheidung der Formen nach physiologischen Merkmalen (Verhalten auf flüssigen und festen Nährböden sowie auf Milch, Einfluß verschiedener Stickstoffquellen, Widerstandsfähigkeit gegen Gifte und erhöhte Temperatur, Verhalten Zellulose gegenüber, Pathogenität gegenüber gesunden Früchten) möglich sei. Während allen untersuchten Formen das Vermögen, Zellstoff zu lösen, abging, zeigten sich in allen anderen Beziehungen mehr weniger tiefgreifende Unterschiede. Asparagin erwies sich allgemein als beste Stickstoffquelle, dagegen zeigten sich besonders große Unterschiede im Verhalten der verschiedenen Formen bei Darbietung von Ammonsulfat. Große Abstufungen in der Widerstandsfähigkeit bestehen gegenüber Kochsalz, Essig- und Milchsäure. Der Einfluß der besonders giftigen Essigsäure wurde durch ihre Zersetzung vom Pilz allmählich überwunden. Auch die Milchsäure, die weit weniger hinderlich ist, wurde vielfach durch Zersetzung oder Abstumpfung infolge von Ammoniakbildung unschädlich gemacht. Für reife Früchte ist nur ein Teil, für Zwiebeln keine der untersuchten Formen pathogen. Behrens.

Janse, I. M., Die Energieleistung des Protoplasten beim Wachsen der Zelle.

Jahrb. f. wiss. Bot. 1917. **58,** 221 ff.

Mittels theoretischer Ableitung versucht der Verf. die Frage zu klären, in welchem Momente und in welcher Form der Protoplast die Energie schafft, welche zur Volumvergrößerung der Zelle (vom Verf. als »Wachstum« bezeichnet) benötigt wird. Diese Energie sieht er lokalisiert in der wasseranziehenden Kraft des Zellsaftes, und dementsprechend erkennt er in jeder Steigerung der Zahl der im Zellsaft gelösten osmotisch wirksamen Moleküle eine Zunahme der wachstumbewirkenden Kraft. Eine solche Steigerung der Molekülzahl kann ohne Mitwirkung der lebendigen Substanz beim Zerfall größerer Moleküle in kleinere, z. B. bei der Umwandlung von Disacchariden in Monosaccharide oder etwa bei der Oxydation von Glukose zu Oxalsäure erfolgen. Zum gleichen Ziele führt die Neutralisation etwa vorhandener freier Säuren durch Alkalien, so daß also beispielsweise, »wenn der Zellsaft nur aus einer Lösung von Traubenzucker bestände, die Zelle durch dessen Spaltung in Oxalsäure und ihre nachherige Sättigung mit K sich bis auf etwa das sechsfache Volumen würde ausdehnen können, ohne daß dabei die osmotische Spannung verringert sein würde.«

Die beste Quelle zum Gewinn osmotischer Energie erschließt naturgemäß die Umwandlung unlöslicher in wasserlösliche Verbindungen, also besonders die Umwandlung von Stärke in Traubenzucker. Keineswegs aber ist die dabei freiwerdende osmotische Energie etwa aequivalent der vom Protoplasten zur Hydrolyse der Stärke aufgewendeten Arbeitsleistung, denn eine geringe Menge Diastase vermag ohne Mitwirkung des lebenden Protoplasten diese Spaltung herbeizuführen. (Nach Biedermanns Versuchen ist es sogar wahrscheinlich, daß die Diastase autogen aus der Stärke, dann also gewiß ohne Energieaufwand von Seiten des Protoplasten entstehen kann.) Nach Verf.s Vorstellung ist die bei der Herstellung von Glukose aus Stärke freiwerdende osmotische Energie gebunden worden gelegentlich der hypothetisch als Vorstufe der Stärkebildung gedachten Konzentrierung der Glukoselösung in dem Leukoplasten (oder an dessen »Hautschicht«) und geliefert durch die Atmung der Zelle. Demzufolge erkennt er in der Stärke nicht nur einen Reservenährstoff, sondern auch ein Aufbewahrungsmittel von Atmungsenergie.

Die eingangs gestellte Frage beantwortet Verf. also in dem Sinne, daß die zur Verwendung beim Wachstum benötigte Energie nicht unmittelbar gleichzeitig durch die Atmung geliefert, sondern aus dem früher in der Stärkesynthese angelegten Energiepotenzial freigemacht werde.

Heilbronn.

Neue Literatur.

Allgemeines.

Hartmann, M., s. unter Algen.

Zelle.

Guilliermond, A., Nouvelles recherches sur les caractères vitaux et les altérations du chondriome dans les cellules épidermiques des fleurs. (C. R. Soc. Biol. Paris. *1917*. **80**, 643—650.)

Herrera, A. L., Estudios de plasmogenia. (Bol. Dirrecc. Estud. biol. Mexico. *1917*. **2**, 29—64.)

Mirande, M., Sur la métachromatine et le chondriome des Chara. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917*. **165**, 641—643.)

Gewebe.

Doi, T., Über die Sonnen- und Schattenblätter einiger Bäume (Journ. Coll. Sc. imp. Univ. Tokyo. *1917*. **40**, 1, 1—37.)

Jaccard, P., Bois de tension et bois de compression dans les branches dorsiventrales des feuilles. (Rev. gén. Bot. *1917*. **19**, 225—243.)

Morvillez, F., La trace foliaire des Rosacées. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917*. **165**, 597—600.)

Morphologie.

Büsgen, M., Botanische Theorien über die Schaftform der Fichte und anderer Waldbäume. (Zeitschr. Forst- u. Jagdw. *1917.* **49,** 303—309.)
Hirmer, M., Beiträge zur Morphologie der polyandrischen Blüten. (Flora. *1917.* **110,** 140—192.)
Joltkewitsch, V., s. unter Physiologie.
Lehmann, E., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.
Marloth, R., Some observations on the occurrence of bulbils on the subterranean or aerial organs of plants. (S. Afr. Journ. Sc. *1917.*)
Wagner, R., Über Sproßverkettung der Crotalaria griquensis Bolus. (Anz. ksl. Ak. Wiss. Wien. *1917.*)
Weatherwax, P., The development of the spikelets of Zea mays. (Bull. Torrey bot. Club. *1917.* 483—496.)

Physiologie.

Blackman, V. H., and **R. C. Knight,** A method of controlling the rate of air movement in transpiration experiments. (Ann. of Bot. *1917.* **31,** 217—220.)
Bokorny, Th., Zur Kenntnis der physiologischen Fähigkeiten der Algengattung Spirogyra und einiger anderer Algen. Vergleich mit Pilzen. (Hedwigia. *1917.* **59,** 340—393.)
Campbell, D. H., s. unter Moose.
Chien, S. S., Peculiar effects of barium, strontium and cerium on Spirogyra. (Bot. Gaz. *1917.* **63,** 406—409.)
Denny, F. E., Permeability of certain plant membranes to water. (Bot. Gaz. *1917.* **63,** 373—397.)
Doi, T., s. unter Gewebe.
Eckelmann, E., s. unter Bakterien.
Fawcett, H. S., s. unter Pilze.
Fischer, H., Beitrag zur graphischen Darstellung des Pflanzenwachstums. (Sitzgsber. u. Abh. natw. Ges. »Iris«. Dresden. *1916.* [*1917.*] 3—12.)
Forbes, R. H., Certain effects under irrigation of copper compounds upon crops. (Univ. California Publ. agr. Sc. *1917.* **1,** 395—494.)
Free, E. E., The effect of aeration on the growth of buckwheat in water-cultures. (Johns Hopkins Univ. Circ. *1917.* **293,** 198—199.)
—, Symptoms of poisoning by certain elements, in Pelargonium and other plants. (Ebenda. 195—198.)
—, and **Trelease, S. F.,** The effects of certain mineral poisons on young wheat plants in three-salt nutrient solutions. (Johns Hopkins Univ. Circ. *1917.* **293,** 199—201.)
Gainey, P. L., Effect of paraffin on the accumulation of ammonia and nitrates in the soil. (Journ. agr. Res. *1917.* **10,** 355—364.)
Grafe, V., Beziehungen im Ablaufe der Stoffwechselvorgänge bei Pflanzen und Tieren. (Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien. *1917.* **67,** [99]—[102])
Harris, J. A., and **Lawrence, J. V.,** The osmotic concentration of the tissue fluids of Jamaican montane rain-forest vegetation. (Amer. Journ. Bot. 1917. **4,** 268—298.)
—, and **Turpin. H. W.,** Movement and distribution of moisture in the soil. (Journ. agr. Res. *1917.* **10,** 113—155.)
Hartmann, M., s. unter Algen.
Herwerden, M. A. van, Over den aard en de beteekenis der volutine in gistcellen. (Versl. kon. Ak. Wet. Amsterdam. *1917.* **25,** 1445—1463.)
Hess, C., Neue Versuche über Lichtreaktionen bei Tieren und Pflanzen. (Sitzgsber. Ges. Morphologie und Physiologie. München *1917.* **30,** 32—41.)

Hooker, jr., H. D., Mechanics of movement in Drosera rotundifolia. (Bull. Torrey bot. Club. *1917.* **44,** 389—403.)

Johnston, E. S., Seasonal variations in the growth rates of buckwheat plants under greenhouse conditions. (Johns Hopkins Univ. Circ. *1917.* **293,** 211—217.)

Joltkewitsch, V., Korrelationen zwischen der äußeren und inneren Morphologie und der Dauer der Wachstumsperiode bei einigen Varietäten von Trifolium pratense. (Žurnal obim. agr. imei P. S. Kossovitch. St. Petersburg. *1916.* **17,** 239—248.)

Jungelson, A., Sur des épis anormaux de maïs obtenus à la suite du traitement cuivrique de la semence. (Rev. gén. Bot. *1917.* **29.** 244—248, 261—285.)

Kablonkov, V., Der Einfluß der Entfernung des Endosperms auf das Verhalten der jungen Maistriebe gegenüber den Ammoniaksalzen. (Arb. landw. Inst. Moskau. *1916.* **10,** 155—158.)

Kenoyer, L. A., Environmental influences on nectar secretion. (Bot. Gaz. *1917.* **63,** 249—265.)

Knight, R. C., The interrelations of stomatal aperture, leaf water-content and transpiration rate. (Ann. of Bot. *1917.* **31,** 221—240.)

Kuijper, J., Proeven over de afhankelijkheid van het assimilatieproces bij het suikerriet van de uitwendige omstandigheden. (Arch. Suikerind. Ned.-Indië. *1917.* 1523—1549.)

—, Verdampingskrommen van 32 in 1916 onderzochte rietvariëteiten. (Ebenda. 812—821.)

La Forge, F. B., and **Hudson, C. S.,** Sedoheptose, a new sugar from Sedum spectabile. I. (Journ. biol. Chem. *1917.* **30,** 61—77.)

Levy, D. J., s. unter Moose.

Livingston, B. E., Incipient drying and temporary and permanent wilting of plants, as related to external and internal conditions. (Johns Hopkins Univ. Circ. *1917.* **293,** 176—182.)

—, and **Free, E. E.,** The effect of deficient soil oxygen on the roots of higher plants. (Ebenda. 182—185.)

Loeb, J., A quantitative method of ascertaining the mechanism of growth of dormant buds. (Science. N. S. *1917.* **45,** 436—439.)

MacDougal, D. T., and **Spöhr, H. A.,** The behaviour of certain gels useful in the interpretation of the action of plants. (Ebenda. 484—488.)

MacDonnell, C. C., and **Roark, R. C.,** Occurrence of manganese in insect flowers and insect flower stems. (Journ. agr. Res. *1917.* **11,** 77—82.)

Mirande, M., Sur une nouvelle plante à acide cyanhydrique, l'Isopyrum fumarioides L. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917.* **165,** 717—718.)

Morosov, V. A., Die Rolle des Calciums bei der Ernährung der jungen Zuckererbsentriebe mit Ammoniaksalzen. (Arb. landw. Inst. Moskau. *1916.* **10,** 391—395.)

Nicolaieva, A. G., Ansammlung von Asparagin bei den jungen Trieben von Lupinus luteus unter den Bedingungen der Ernährung mit verschiedenen Ammoniaksalzen. (Ebenda. 380—383.)

Oelkers, Jahrring und Licht. III. (Zeitschr. Forst- u. Jagdw. *1917.* **49,** 526 bis 534.)

Onken, A., Über die Bedeutung des Calciums im Leben der Pflanze unter eingehender Berücksichtigung des oxalsauren Kalkes. (Prometheus. *1917.* **28,** 737—742, 759—764. Forts. folgt.)

Prianichnikov, D N., Das Ammoniak als Alpha und Omega des Stoffwechsels der stickstoffhaltigen Substanzen bei der Pflanze. (Arb. landw. Inst. Moskau. *1916.* **10,** 1—24.)

—, und **Kachevarova, O. N.,** Einfluß der Kohlenhydrate auf das Verhalten der Lupine gegenüber den Ammoniaksalzen und der Einfluß des Äthers und der übrigen Auflösungsmittel der Fettstoffe auf die Samenkeimfähigkeit. (Ebenda. 391 u. f.)

Ravenna, C., Sulla nutrizione della piante verdi per mezzo di sostanze organiche. (Sur la nutrition des plantes vertes au moyen de substances organiques.) (Atti r. Acc. Lincei Roma. *1916.* **25,** 649—655.)

Stockberger, W. W., and **Collins, W. D.,** The presence of arsenic in hops. (Bull. U. S. Dep. Agr. Washington. *1917.* **568,** 7 S.)

Stoklasa, J., Die physiologische Bedeutung des Kaliums in der Pflanze. Erwiderung auf die Mitteilung Th. Weevers'. (Biochem. Zeitschr. *1917.* **82,** 310 bis 323.)

Suzuki, G., Variations in the osmotic pressure of strandplants. (Bot. Mag. Tokyo. *1917.* **31,** [153]—[166].)

Tiemann, Über Zuführung und sparsame Verwendung der Feuchtigkeit in den Holzpflanzen. (Allg. Forst- u. Jagdztg. *1917.* **93,** 61—70.)

Tunmann, O., Über einen neuen Körper in von Pilzen befallenen Hyssopus-Pflanzen. (Pharm. Post. Wien. *1917.* **50,** 773—774.)

Turesson, G., Om plagiotropi hos strandväxter. (Bot. Not. *1917.* 273—296.)

Fortpflanzung und Vererbung.

Collins, G. N., Hybrids of Zea ramosa and Zea tunicata. (Journ. agr. Res. *1917* **9,** 383—395.)

Detjen, L. R., Inheritance of sex in Vitis rotundifolia. (Techn. Bull. N. Carolina agr. Exp. Stat. *1917.* **12,** 42 S.)

East, E. M., The explanation of self-sterility. (Journ. of Heredity. *1917.* **8,** 382—383.)

Freeman, G. F., Linked quantitative characters in wheat crosses. (Amer. Nat. *1917.* **51,** 683—689.)

Frost, H. B., s. unter Technik.

Gates, R. R., The mutation theory and the species concept. (Amer. Nat. *1917.* **51,** 577—595.)

Gregory, W. K., Genetics versus paleontology. (Ebenda. 622—635.)

Hance, R. T., An attempt to modify the germ plasm of Oenothera through the germinating seed. (Ebenda. 567—572.)

Harris, J. A., The weight of seeds as related to their number and position. (Torreya. *1917.* **17,** 180—182.)

Hessing, J., Eenige mededeelingen betreffende de variabiliteit van sommige grassoorten. (Med. Rijks. hoog. Land-, Tuin- en Boschbouwsch. Wageningen. *1917.* **12,** 195—245.)

Ikeno, S., A note to my paper on some variegated races of Capsicum annuum. (Journ. of Gen. *1917.* **6,** 315—316.)

Jennings, H. S., Modifying factors and multiple allelomorphs in relation to the results of selection. (Amer. Nat. *1917.* **51,** 301—306.)

Johannsen, W., Arvelighed i historisk og experimental belysning. Kobenhavn og Kristiania, Gyldendal. *1917.* 294 S.

Jones, D. F.,, Linkage in Lycopersicum. (Amer. Nat. *1917.* **51,** 608—621.)

Kajanus, B., siehe unter Angewandte Botanik.

Kühn, O., Das Problem der Periodizität vom Standpunkte der Vererbungslehre. (Verh. k. k. zool. bot. Ges. *1917.* **67,** [187]—[189]).

Lehmann, E., Variabilität und Blütenmorphologie. (Biol. Centralbl. *1918.* **38,** 1—39.)

Lotsy, J. P., La quintessence de la théorie du croisement. (Arch. néerland. Sc. ex. et nat. *1917.* 3B. **3,** 351—353.)

—, L'Oenothère de Lamarck (Oenothera Lamarckiana de Vries) considérée comme chimère nucléaire. (Ebenda. 324—350.)

—, Over Oenothera Lamarckiana als type van een nieuwe groep van organismen, die der Kernchimeren, benevens beschouwingen over de waarde der genen-hypothese in de erfelijkheids- en evolutie-leer. Den Haag, M. Nyhoff. *1917.* 52 S.

Love, H. H., and **Fraser, A. C.,** The inheritance of the weak awn in certain Avena crosses. (Amer. Nat. *1917.* **51,** 481—493.)

—, und **Leighty, C. E.,** Studien über die Wechselbeziehungen der Merkmale beim Hafer in den Vereinigten Staaten. (Intern. agr.-techn. Rundschau. *1917.* **8,** 29—36.)

Muller, H. J., An Oenothera-like case in Drosophila. (Proc. nation. Ac. Sc. U. S. A. *1917.* **3,** 619—626.)

Nilsson-Ehle, H., Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. (Bot. Not. *1917.* 305—329.)

Osborn, H. F., Biocharacters as separable units of organic structure. (Amer. Nat. **51,** 449—456.)

Pearl, R., The selection problem. (Ebenda. 65—91.)

Schellenberg, H. C., Die Vererbungsverhältnisse von Rassen mit gestreiften Blüten und Früchten. (Vierteljahrsschr. natf. Ges. Zürich. **61,** 29—30.)

Terao, H., On reversible transformability of allelomorphs. (Amer. Nat. *1917.* **51,** 690—698.)

White, O. E., Inheritance studies in Pisum. IV. Interrelation of the genetic factors of Pisum. (Journ. agr. Res. *1917.* **11,** 167—190.)

Zederbauer, E., Alter und Vererbung. (Zeitschr. f. Pflanzenz. *1917.* **5,** 257 bis 259.)

Zinn, J., and **Surface, F. M.,** Studies on oat breeding. V. The F_1 and F_2 generations on a cross between a naked and a hulled oat. (Journ. agr. Res. *1917.* **10,** 293—312.)

Ökologie.

Galippe, V., Parasitisme des graines toxiques ou riches en huiles essentielles. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917.* **165,** 432—436.)

—, Parasitisme normal et microbiose. (Ebenda. 162—164.)

Heintze, A., I hvilken utsträckning förtära och sprida smavadarna växtfrön? (In welchem Maße werden Samen durch die kleineren Sumpfvögel verzehrt und verbreitet?) (Fauna och Flora. *1917.* 116—128.)

Ihne, E., Phänologische Mitteilungen. (Arb. Landw.-Kammer Hessen Nr. 21. Darmstadt. (Jg. 1916 [der ganzen Reihe 34. Jg.]). *1917.* 42 S.)

Sell, H., Biologische Notizen für den Unterricht in der Pflanzenkunde. Leipzig. *1917.* 31 S.

Sjögren, H. W., Botrychium Lunaria L. som kompassväxt. (Bot. Not. *1917.* 301—302.)

Algen.

Bokorny, Th., s. unter Physiologie.

Child, C. M., Experimental alteration of the axial gradient in the alga Griffithsia bornetiana. (Biol. Bull. *1917.* **32,** 213—233.)

Hartmann, M., Über die dauernde, rein agame Züchtung von Eudorina elegans und ihre Bedeutung für das Befruchtungs- und Todesproblem. (Sitzgsber. preuß. Akad. d. Wiss., Phys.-math. Kl. *1917.* 760—776.)

Bakterien.

Denier et **Vernet,** Etude bactériologique de la coagulation naturelle du latex d'Hevea brasiliensis. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917.* **165,** 123—126.)

Eckelmann, E., Über Bakterien, welche die fraktionierte Sterilisation überdauern. (Centralbl. f. Bakt. II. *1918.* **48,** 140—178.)

Hunter, O. W., Microorganisms and heat production in silage fermentation. (Journ. agr. Res. *1917.* **10,** 75—83.)

Kligler, I. J., The evolution and relationship of the great groups of bacteria. (Journ. of Bacter. *1917.* **2,** 165—176.)

Robinson, R. H., and **Tartar, H. V.,** The decomposition of protein substances through the action of bacteria. (Journ. biol. Chem. *1917*. **30,** 135—144.)
Wolzogen Kühr, C. A. H. von, Die Mikrobiologie van de bodemreductie. (Arch. Suikerind. Ned.-Indië. *1917*. 1125—1184.)

Pilze.

Arnaud, G., Sur la famille des Microthyriacées. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917*. **164,** 574—577.)
Boedyn, K., und **Overeem, C. van,** Über das Vorkommen von Carotinkristallen in zwei neuen Pezizaarten. (Hedwigia. *1917*. **59,** 307—312.)
Bokorny, Th., s. unter Physiologie.
Bruderlein, J., Le Rhizopus Maydis n. sp. (Bull. Soc. bot. Genève. *1917*. 2. **9,** 108—112.)
Burkholder, W. H., The perfect stage of Gloeosporium venetum. (Phytopathology. *1917*. **7,** 83—91.)
Duggar, B. M., Severy, J. W., and **Schmitz, H.,** Studies in the physiology of the fungi. IV. The growth of certain fungi in plant decoctions. (Ann. Missouri bot. Gard. *1917*. **4,** 165—173.)
Fawcett, H. S., Preliminary note on the relation of temperature to the growth of certain parasitic Fungi in cultures. (Johns Hopkins Univ. Circ. *1917*. **293,** 193—194.)
Fragoso, R. G., Musei Barcinonensis scientiarum naturalium opera. Series botanica. II. Introdución al estudio de la flórula de micromicetos de Cataluña. (Publ. Junta Ciències nat. Barcelona. *1917*. 187 S.)
Herwerden, M. A. van, s. unter Physiologie.
Höhnel. F. von, Mycologische Fragmente. (Ann. Mycol. *1917*. **15,** 293—383.)
Killermann, S., Neuer Fund von Sarcosoma globosum (Schmidel) Rehm bei Regensburg. (Hedwigia. *1917*. **59,** 313—318.)
Klebahn, H., Über Spezialisierung und spezialisierte Formen im Bereich der Pilze. (Die Naturw. *1917*. **5,** 543—550.)
Kunkel, L., A method of obtaining abundant sporulation in cultures of Macrosporium solani E. & M. (Torreya. *1917*. **17,** 123 ff.)
Lloyd, C. G., Mycological notes. Nr. 48—50. p. 669—684, 685—700, 701 bis 716. Cincinnati, O. *1917*.
Shantz, H. L., and **Piemeisel, R. L.,** Fungus fairy rings in eastern Colorado and their effect on vegetation. (Journ. agr. Res. **11,** 429—495.)
Stakman, E. C., and **Piemeisel, F. J.,** Biologic forms of Puccinia graminis on cereals and grasses. (Journ. agr. Res. *1917*. **10,** 429—495.)
Sydow, H., und **P.,** Beitrag zur Kenntnis der Pilzflora der Philippinen-Inseln. (Ann. Mycol. *1917*. **15,** 165—268.)
Waterman, H. I., Amygdaline als voedsel voor Fusarium. (Versl. kon. Ak. Wet. Amsterdam. *1917*. **26,** 30—33.)
Weston, W. H., Observation on an Achlya lacking sexual reproduction. (Amer. Journ. Bot. *1917*. **4,** 354—367.)
Wöltje, W., Unterscheidung einiger Penicillium-Species nach physiologischen Merkmalen. (Centralbl. f. Bakt. II. *1918*. **48,** 97—130.)
Zellner, J., Zur Chemie der höheren Pilze. XII. (Anz. ksl. Ak. Wiss. Wien. *1917*.)

Flechten.

Erichsen, J., Nachtrag zur Flechtenflora der Umgegend von Hamburg. (Verh. natw. Ver. Hamburg. *1916*. 3. **44,** 65—100.)
Fink, B., The rate of growth and ecesis in Lichens. (Mycologia. *1917*. **9,** 138 bis 158.)
Zahlbruckner, A., Botanische Ergebnisse der schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907—1909. VI. Die Flechten. (Kgl. Svenska Vet.-Ak. Handl. *1917*. **57,** 1—62.)

Moose.

Allen, Ch. E., The spermatogenesis of Polytrichum juniperinum. (Ann. Bot. *1917*. **31**, 269—291.)
Brotherus, V. F., Moseniella, un nouveau genre des mousses du Brésil. (Ark. för Bot. *1917*. **15**, 1—3.)
Campbell, D. H., Growth of isolated sporophytes of Anthoceros. (Proc. nation. Ac. Sc. *1917*. **3**, 494—496.)
Levy, D. J., Some experiments on the germination of moss spores on agar. (Bryologist. *1917*. **20**, 62—63.)

Farnpflanzen.

Christensen, C., Dryopteris Species et varietates novae. (Rep. Spec. nov. *1917*. **15**, 24—26.)
Hieronymus, G., Kleine Mitteilungen über Pteridophyten I. (Hedwigia. *1917*. **59**, 319—339.)
Sjögren, H. W., s. unter Ökologie.

Gymnospermen.

Pearson, H. H. W., On the morphology of the female flower of Gnetum. (Trans. R. Soc. Africa. *1917*. **6**, 69—87.)
Kräusel, R., Die Bedeutung der Anatomie lebender und fossiler Hölzer für die Phylogenie der Koniferen. (Natw. Wchschr. *1917*. N. F. **16**, 305—311.)

Angiospermen.

Candolle, C. de, Piperaceae antillanae. (Rep. Spec. nov. *1917*. **15**, 1—5.)
Godfery, M. J., The genus Ophrys. (Journ. of Bot. *1917*. **55**, 329—332.)
Harms, H., Berichtigung. (Rep. Spec. nov. *1917*. **15**, 19.)
—, Drei neue Araliaceen von Borneo. (Ebenda. 20—22.)
—, Eine neue Crotalaria-Art aus dem Kongogebiet. Crotalaria oxyphylla Harms spec. nov. (Ebenda. S. 19.)
—, Eine neue Gattung der Leguminosae aus dem tropischen Afrika, Haplormosia Harms. (Ebenda. 22—24.)
Hirmer, M., s. unter Morphologie.
Höppner, H., Orchigyum nadenia Hahnei m. = Gymnadenia conopea >< (Orchis incarnatus >< maculatus) ein neuer bigener Bastard vom Niederrhein. (Abh. Ver. natw. Erforsch. Niederrheins. *1917*. **2**, 51—55.)
—, Orchis Wirtgenii m., ein konstant gewordener Bastard vom Niederrhein. (Orchis incarnatus form.) (Ebenda. 55—61.)
Meulen, R. G. v. d., Welwitschia mirabilis Hook. F. Morphologie van het zaad en de vegetatieve organen. Groningen, M. de Waal. Diss. *1917*. 140 S.
Morvillez, F., s. unter Gewebe.
Saillard, E., Les graines de betteraves à sucre. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917*. **165**, 508—510.)
Schnarf, K., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. (Denkschr. ksl. Ak. Wiss. Wien. *1917*. **44**, [211]—[274]).
Schulz, A., Beiträge zur Kenntnis der Geschichte der Spelzweizen im Altertum. (Abhandl. d. natf. Ges. Halle. N. F. *1918*. Nr. 6. 43 S.)
Souèges, R., Embryogénie des Alismacées. Développement du proembryon chez (Sagittaria sagittaefolia L. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917*. **165**, 715—717.)
Vetter, J., Neue Festuca-Hybriden, neue Standorte. (Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien. *1917*. **67**, [171]—187].)

Palaeophytologie.

Berry, E. W., A middle eocene Goniopteris. (Bull. Torrey bot. Club. *1917*. **44**, 331—335.)

—, A middle eocene member of the »Sea Drift«. (Amer. Journ. Sc. *1917*. **43**, 298—300.)

Bureau, E., Bassin de la basse Loire. Fasc. 2. Description des flores fossiles. (Etudes Gîtes min. France. *1917*.)

Gregory, W. K., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.

Kidston, R., The fossil plants collected from the core of the Claverley trial boring. (Trans. R. Soc. Edinbourgh. *1917*. **51**, 1078—1084.)

—, The fossil plants of the forest of Wyre coal field. (Ebenda. 1019—1063.)

—, The fossil plants of the Titterstone Clee Hill coal field. (Ebenda. 1071—1078.)

Kräusel, R., Zur Kenntnis der Deutschen Tertiärfloren. (Natw. Wchschr. N. F. *1917*. **16**, 363—364.)

—, s. unter Gymnospermen.

Matson, C. G., and **Berry, E. W.**, The Pliocene Citronelle Formation of the Gulf Coastal Plain and its Flora. (Prof. Pap. Geol. Surv. Washington. *1916*. 42 S.)

Pflanzengeographie. Floristik.

Bornmüller, J., Zur Flora des nördlichen Mesopotamiens. (Nbl. Berlin-Dahlem. *1917*. **7**, 133—178.)

Fritsch, K., Neue Beiträge zur Flora der Balkanhalbinsel, insbesondere Serbiens, Bosniens und der Herzegowina. VII. Tl. (Mitt. natw. Ver. Steiermark. *1917*. **53**, 211—221.)

Gertz, O., Några nya fyndorter för arktiska växtlämningar i Skåne. (Geol. Fören. Förh. *1917*. **39**, 503—561.)

Harris, J. A., Physical chemistry in the service of phytogeography. (Science. N. S. *1917*. **46**, 25—30.)

Melin, E., Studier över de norrländska myrmarkernas vegetation med särskild hänsyn till deras skogsvegetation efter torräggning. [Ak. avhandl.] (Norrländskt Handbibliotek. *1917*. **7**, **12**, 426 S.)

Pehr, F., Die Flora der kristallinischen Kalke im Gebiete der Kor- und Sanalpe. (Mitt. nat. Ver. Steiermark. *1917*. **53**, 15—33.)

Poeverlein, H., Zur Gefäßpflanzenflora des südlichen Fichtelgebirges und des Rauhen Kulm. (Mitt. d. bayr. bot. Ges. *1918*. **2**, 433—439.)

Sernander, R., De norrländska skogarnas förhistoria. Några drag ur Norrlands naturhistoriska utveckling. (Die Vorgeschichte der norrländischen Wälder. Einige Züge aus der naturgeschichtlichen Entwicklung Norrlands.) (Skogsvårdsföreningens Tidskr. *1917*. 28 S.)

Sinnott, E. W., The »age and area« hypothesis and the problem of endemism. (Ann. of Bot. *1917*. **31**, 209—216.)

Thellung, A., und **Zimmermann, F.**, Neue Pflanzenformen aus der Flora der Pfalz. (Mitt. d. bayr. bot. Ges. *1918*. **2**, 415—423.)

Thonner, F., Exkursionsflora von Europa. Anleitung zur Bestimmung der Gattungen der europäischen Blütenpflanzen. Nachträge und Verbesserungen. Berlin. R. Friedländer & Sohn. *1918*. 55 S.

Ulbrich, E., Einige neue Hibiscus-Arten aus dem tropischen Afrika. (Nbl. Berlin-Dahlem. **7**, 179—183.)

Warming, E., Skovene. (Fortsaettelse.) (Bot. Tidskr. *1917*. **35**, 161—240.)

Wildt, A., Pflanzenfunde aus der Flora von Brünn. (Verh. natf. Ver. Brünn. *1917*. **55**, 75—77.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

Beck von Mannagetta, G., Wachholder mit entblößten Samen. (Anz. ksl. Ak. Wiss. Wien. *1917*.)

Falck, Massensterben jüngerer Fichten im Solling 1913 und 1914. (Zeitschr. Forst- u. Jagdw. *1917.* **49,** 506—526.)
Faulwetter, R. C., Wind-blown rain, a factor in disease dissemination. (Journ. agr. Res. *1917.* **10,** 639—648.)
Fleischmann, H., O. Abels monströse Ophrys-Blüten. (Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien. *1917.* **67,** [8]—[14].)
Jahresbericht über das Gebiet der Pflanzenkrankheiten, erstattet von M. Hollrung. Bd. 16 (1913). (Berlin. *1917.* **4,** 441 S.)
Jones, L. R., Lightning injury to kale. (Phytopathology. *1917.* **7,** 140—142.)
Jungelson, A., s. unter Physiologie.
Lek, H. A. A. v. d., Over het voorkomen van »biologische of physiologische rassen« bij plantenparasieten en de oeconomische beteekenis daarvan. II. (Tijdschr. over Plantenz. *1917.* 137—164.)
Molz, E., Die Wiesenwanze, Lygus pratensis L., ein gefährlicher Kartoffelschädling. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. *1917.* **27,** 337—339.)
Müller, H. C., und **Molz, E.,** Weitere Versuche zur Bekämpfung des Steinbrandes beim Winterweizen in den Jahren 1914/15 und 1916/17. (Fühlings landw. Ztg. *1917.* **66,** 417—427.)
Neger, F. W., Die Bedeutung des Habitusbildes für die Diagnostik von Pflanzenkrankheiten. (Centralbl. f. Bakter. II. *1918.* **48,** 178—181.)
Nicolas, G., Notes de tératologie végétale. 2e Note. (Bull. Soc. Hist. nat. Afrique Nord. *1917.* **8,** 220—224.)
Schaffnit, E., und **Voß, G.,** Versuche zur Bekämpfung des Kartoffelkrebses im Jahre 1916. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. *1917.* **27,** 339—346.)
Smith, E. F., Embryomas in plants (produced by bacterial inoculations). (Bull. Johns Hopkins Hospital. *1917.* **28,** 277—294.)
Toepffer, A., Pflanzengallen von Mittenwald (Oberbayern). (Mitt. d. bayr. bot. Ges. *1918.* **2,** 423—433.)

Angewandte Botanik.

Anonymus, Nadelholz-Tabelle. (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft. *1918.* **16,** 98—100.)
Auerochs, G., Untersuchungen und Erfahrungen bei der Harznutzung 1917. (Ebenda. 35—43.)
Gainey, P. L., und **Metzler, L. F.,** Some factors affecting nitrate-nitrogen accumulation in soil. (Journ. agr. Res. *1917.* **11,** 43—64.)
Gundel, Harznutzung. (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. *1918.* **16,** 28—35.)
Hanausek, T. F., Die Lupinenfaser als Juteersatz. (Arch. f. Chem. u. Mikrosk. Wien. *1917.* **10,** 8 S.)
—, Über die Bastfaser des Steinklees Melilotus sp. (Ebenda. 91—99.)
—, Über die Rotkleefaser. (Ebenda. 5 S.)
Hennig, W., Über die chemischen Bestandteile der Uzara-Wurzel. (Arch. der Pharm. *1917.* **255,** 382—405.)
Janka, G., Die Schwammprobe zur Prüfung der Wirksamkeit eines Holzprägnierungsmittels auf die Widerstandsfähigkeit des Holzes gegen Pilzzerstörung. (Cbl. ges. Forstw. *1917.* **43,** 15—23.)
Kajanus, B., Über Bastardierungen zwischen Brassica Napus L. und Brassica Rapa L. (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. *1917.* **5,** 265—322.)
Kienitz, M., Versuche über den Einfluß der Verwundung auf den Balsamfluß der gemeinen Kiefer. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. *1918.* **16,** 61—67.)
Kienitz, G. A., Das Schwalbennestverfahren zur Harzgewinnung. (Ebenda. **2,** 359—369.)
Koehl, Untersuchungen über verschiedene Verfahren zur Harzgewinnung. (Ebenda. **16,** 43—53.)
Kriegsausschuß für pflanzliche und tierische Öle und Fette, Rohharzabteilung: Merkblatt für die Kiefernharznutzung 1918. (Ebenda. 70—78.)

Lehmann, E., Über Bau und Sammlung von Arzneipflanzen in Württemberg in den letzten Jahren vor dem Kriege. (Süddeutsche Apothekerztg. *1917.* Heft 31—33. 8 S.)
Münch, E., Das Harzerträgnis der gemeinen Kiefer. (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. *1918.* **16,** 18—28.)
Muth, F., Die Ölgewinnung aus den Samen einheimischer Holzgewächse. (Jahresb. Ver. angew. Bot. *1917.* **15,** 8—44.)
Rechinger, K., und **Zellner, J.,** Pflanzenverwertung im Kriege. Wien, A. Pichler & Sohn. *1917.* 42 S.
Schütze, P., Wildpflanzen-Lexikon. Wildgemüse-, Tee-, Gewürz- und Heilpflanzen. Neustadt, D. Meininger. *1918.* 36 S.
Schwappach, Über die Entwicklung der Mischbestände von Eiche und Buche. (Zeitschr. Forst- u. Jagdw. *1917.* **49,** 503—506.)
Shantz, H. L., and **Piemeisel, R. L.,** s. unter Pilze.
Shedd, O. M., Effect of sulphur on different crops and soils. (Journ. agr. Res. *1917.* **11,** 91—103.)
Singh, P., Note on the destillation of geranium oil in the Nilgiris. (Indian Forest Rec. *1917.* **5,** 327—332.)
—, Note on the Eucalyptus oil industry in the Nilgiris. (Ebenda. 301—326.)
—, Note on the manufacture of wintergreen oil in India. (Ebenda. 333—339.)
Tubeuf, C. v., Über die Beziehungen der Baumphysiologie zur praktischen Harznutzung. (Naturwiss. Zeitschr. f Forst- u. Landwirtsch. *1918.* **16,** 2—18.)
—, Die Verwendung des deutschen Harzes. (Ebenda. 67—70.)
—, Harznutzung der Fichte in Grafrath. (Ebenda. 78—98.)
Tutenberg, Die Streckung des Kartoffelpflanzgutes durch die Keimlings- und Stecklings-Vermehrung. Altona, Hammrich & Lesser. *1917.* 127. S.
Wislicenus, H., Zur deutschen Kiefernterpentingewinnung mit geschlossenen Bohrungen und Harzbeuteln. (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. *1918.* **16,** 53—61.)

Technik.

Frost, H. B., A method of numbering plants in pedigree cultures. (Amer. Nat. *1917.* **51,** 429—437.)
Naumann, E., Mikrotekniska notiser. VIII—IX. (Bot. Not. *1917.* 197—202.) X. (Ebenda. 257—267.)

Verschiedenes.

Fettweis, F., Verzeichnis volkstümlicher Pflanzennamen vom Niederrhein, besonders aus der Gegend von Willich. (Abh. Ver. natw. Erforsch. Niederrheins *1917.* **2,** 26—47.)
Linsbauer, K., Julius von Wiesner. (Mitt. nat. Ver. Steiermark. *1917.* **53,** 1—13.)
Wilhelm, K., Das Arboretum der Hochschule für Bodenkultur in Wien. (Verh k. k. zool. bot. Ges. *1917.* **67,** [159]—[170].)

Personal-Nachricht.

Am 7. Mai verschied Prof. Dr. Paul Kuckuck, Kustos an der biologischen Anstalt auf Helgoland.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.

Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen als Voraussetzung der „physiologischen Trockenheit“ der Hochmoore.

Von

Camill Montfort.

Mit 15 Abbildungen im Text.

A. Einleitung.

Das Vorkommen und stellenweise Überwiegen von Pflanzen mit Xerophytencharakter auf Hochmooren ist seit etwa 20 Jahren eines der Schmerzenskinder der Ökologie. Eine Erklärung dieser paradoxen Erscheinung glaubte schon Kerner in seinem Pflanzenleben (1887, I. Bd., p. 279/81) geben zu können, und es ist sehr bezeichnend für dieses Problem, daß Kerner, der noch nichts von »physiologischer Trockenheit« wußte, die Xerophyten-Struktur[1] der Hochmoorpflanzen als ein Schutz-

[1]) Der Umstand, daß die Bezeichnugen „xerophil“ und „hygrophil“ mißverständlich sind und in zweierlei Sinn gebraucht werden, nämlich sowohl hinsichtlich des Standortes, wie auch hinsichtlich der ökologischen Anatomie der Transpirationsorgane, nötigt mich in ähnlicher Weise wie Stenström (1895, p. 134) einiges über die Terminologie vorauszuschicken. Da man bei der gebräuchlichen Terminologie in die mißliche Lage kommt, auf dem Hochmoor „xerophile“ Hygrophyten zu finden, so benutze ich die mit — „phil“ zusammengesetzten Bezeichnungen sinngemäß nur hinsichtlich des Standortes. Danach sind die Moorpflanzen „hygrophile“ Pflanzen, denn sie lieben feuchte Standorte. Tatsächlich werden sie ja formationsbiologisch in der ökologischen Pflanzengeographie bei den Hydrophyten-, bzw. Hygrophytenvereinen angeführt. Diejenigen „hygrophilen“ Pflanzen nun, welche anatomische Einrichtungen zur Herabsetzung der Transpiration besitzen und somit wie „xerophile“ Pflanzen, also solche von trockenen Standorten, gebaut sind, haben wir folgerichtig als „xeromorphe“ Hygrophyten zu bezeichnen. Den Ausdruck „xeromorph“ möchte ich dem von Stenström angewendeten „xerophil

mittel gegen zu starke Benetzung der Blätter und gegen Verstopfung der Spaltöffnungen durch Wasser (Dunst, Nebel) ansprach. Kerner hielt also die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen für ein — Förderungsmittel der in der Dunstatmosphäre des Moores erschwerten Transpiration.

Schimper (1898, p. 18) mag diese Erklärung noch paradoxer vorgekommen sein als die Naturerscheinung selbst, denn er behauptet das gerade Gegenteil[1]: Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen ist ein Mittel zur Herabsetzung der Transpiration, bedingt durch die im humussauren Moorwasser erschwerte Wasseraufnahme. Damit führt er den Begriff der »physiologischen Trockenheit« in die Ökologie ein, und fast alle Beiträge zur Lösung des ökologischen Moorproblemes stehen seitdem im Banne dieses Begriffes. Zwar ist das Agens der physiologischen Trockenheit, die Humussäure, durch verschiedene andere Faktoren ersetzt worden, wie die Sumpftoxine (Dachnowski, 1908, p. 130ff. und 1910, p. 325ff.), die Kälte (Kihlman, 1890, Göbel, 1891, Transeau, 1906, Weber, 1902, p. 52), die hohe Wasserkapazität des Torfbodens (Früh und Schröter, 1904, p. 15 und Schröter, 1908, p. 341) und schließlich den kombinierten Einfluß austrocknender Winde und tiefer Bodentem-

gebaut" schon wegen der Kürze vorziehen, außerdem ist er in diesem Sinne schon seit einiger Zeit im Gebrauch. Entsprechendes gilt für „hygrophil" und „hygromorph". Wir hätten also unter den „Xerophyten", d. h. ursprünglich und sinngemäß den Pflanzen von trockenen Standorten, zu unterscheiden: typische, d. h. „xeromorphe" Xerophyten und als Seltenheit, (z. B. Peganum Harmala in der Wüste, vgl. Fitting, 1911, p. 216/17 u. 271) „nicht xeromorphe" oder gar „hygromorphe" Xerophyten. Diesen letzteren entsprechen als ökologisches Paradoxon unter den Pflanzen feuchter Standorte, also z. B. auch auf den Hochmooren, die „nicht hygromorphen" oder gar „xeromorphen" Hygrophyten, denen die typischen, d. h. „hygromorphen" Hygrophyten gegenüberstehen. Der Bezeichnung „xeromorph" entspricht das Hauptwort „Xerophytismus", das man einfacher und unmißverständlich durch die gleichfalls längst gebrauchte „Xeromorphie" ersetzt. Den Doppelsinn der sonst sehr bequemen Worte „Xerophyt" und „Hygrophyt" wollen wir, wo es nötig ist, durch entsprechende Zusätze wie „hinsichtlich des Baues" — oder „anatomisch" — und „hinsichtlich des Standortes" ausschalten.

[1]) Schon Kihlman (1890, p. 105) wendet sich gegen die Kernersche Deutung.

peratur (Kihlman, 1890, p. 103, Goebel, 1891, p. 11 und Yapp, 1912, p. 858), aber die physiologische Trockenheit des Moorbodens als solche wurde beibehalten. Sie beherrscht die Vorstellung wie ein starres Dogma, an dem niemand zu rütteln wagt. Wie hätte man auch sonst den »ausgesprochenen Xerophytismus« der Pflanzen des physikalisch nassen Moores verstehen können!

Während Warming (1896, p. 174) noch den Xerophytencharakter der Sumpfpflanzen im allgemeinen erörtert, also auch bei Flachmoorpflanzen, und als mögliche Gründe die Kälte des Bodens, Sauerstoffarmut, Unmöglichkeit des Spaltenschlusses und Austrocknung der oberen Moorlagen heranzieht, hat sich seit Schimpers »Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage« die Frage mehr und mehr um die Hochmoorpflanzen im besonderen gedreht, die durch das Vorherrschen xeromorpher Formen von der Flachmoorflora leicht abstechen. Neuerdings verharren nur die amerikanischen Moorforscher und Yapp noch bei der Vorstellung Warmings. Yapp (1912) versucht an Hand eingehender Studien bei einer Flachmoorpflanze, Filipendula Ulmaria, das alte Problem zu lösen. Außer den von Warming vorgebrachten Faktoren betont er wieder die Wirkung der freien Humussäuren, die Gegenwart von Sumpftoxinen, die Armut des Bodens an Sauerstoff und die große Wasserkapazität des Bodens. Diesen edaphischen Faktoren stellt er mit Nachdruck an atmosphärischen die austrocknende Wirkung der Winde entgegen.

Im Gegensatz zu den Flachmooren springt auf den meisten Hochmooren, wie sie die immer weiter fortschreitenden Kulturbestrebungen des Menschen noch übrig gelassen haben, das Überwiegen xeromorpher Pflanzen, insbesondere der Ericaceen, sofort in die Augen, zwischen denen krautige oder gar hygromorphe Pflanzen eine untergeordnete Rolle spielen, häufig gänzlich fehlen. Vor allem auf den großen nordwestdeutschen Hochmooren, die seit vielen Jahrzehnten schon entwässert werden, ist die Ähnlichkeit mit der Formation der »Heide« so groß, daß Graebner (1901, p. 181) die Hochmoore auch »Heidemoore« nennen konnte. Auf Graebners floristischen und formationsbiologischen Arbeiten, die hauptsächlich in Nordwest-

deutschland entstanden sind, fußt offenbar mit die Vorstellung der Pflanzenbiologen, Geographen und Physiologen, auf dem Hochmoor herrsche eine xeromorphe Heideflora vor. Der Ausdruck Heidemoor ist auch von Warming (1902, p. 177) übernommen worden, während er in der ersten deutschen Ausgabe der »Ökologischen Pflanzengeographie« (1896, p. 167) in richtigem Gefühl vermieden ist. Erst in der englischen Ausgabe, der »Oecology of plants« (1909), hat er ihn fallen lassen, nachdem er leider bereits eine große Verwirrung angerichtet hat. Der Irrtum wurde erkannt, als Weber (1902) und Potonié (1909) die großen primären Hochmoore Ostpreußens studierten und feststellten, daß das ursprüngliche, noch nicht vom Menschen entwässerte oder sonst irgendwie durch seine Kultur berührte Hochmoor im wesentlichen eine einzige Sphagnumdecke darstellt, deren physikalische Eigenschaften wie auch die allgemeine Physiognomie der den humussauren Moosteppich besiedelnden Pflanzen einen Vergleich mit der Heide ganz unmöglich machen. Auch Groß (1912, p. 211) macht mit Nachdruck auf diese Verhältnisse aufmerksam und tritt dafür ein, den Ausdruck »Heidemoor« auszumerzen. Es soll natürlich nicht geleugnet werden, daß das nasse Sphagnummoor auch xeromorphe Ericaceen birgt, — Andromeda polifolia tritt darin massenhaft auf und Vaccinium oxycoccus ist sogar als reine Hochmoorericacee anzusprechen, insofern sie in ihrem Auftreten überall an Sphagnum gebunden erscheint und in der trockenen Heide niemals, außer an durch Sphagnum gekennzeichneten moorigen Stellen auftritt — jedenfalls hat aber meines Erachtens die Vorstellung von der xeromorphen Flora der Hochmoore durch obige Feststellungen, die übrigens, wie wir sehen werden, keineswegs nur für Ostpreußen Geltung haben, einen starken Stoß erlitten.

Eigene Beobachtungen an Hochmooren des Schwarzwaldes und der Bayrischen Hochebene, in Nordwestdeutschland auf dem Hohen Venn, der Eifel und am Niederrhein ließen Zweifel an dem ganzen in der Ökologie einzig dastehenden Problem der Xeromorphie der Hochmoorpflanzen in mir auftreten und bestimmten mich, das alte Problem in seinen Voraussetzungen kritisch und vergleichend-anatomisch zu studieren und die von

Warming, Schimper und den neueren, insbesondere amerikanischen Forschern angegebenen Lösungen an der Hand ökologischer Beobachtungen und physiologischer Experimente zu prüfen.

Ihren Ausgang nahmen die Untersuchungen im Sommer 1913 von vergleichend-physiologischen Experimenten über den Einfluß der im Hochmoorwasser gelösten »Humussäuren« auf die Wasseraufnahme der Wurzeln verschiedener Moor- und anderer Pflanzen. Dabei benützte ich ein verbessertes Pfeffersches Potometer und gewann durch gleichzeitige Ermittelung der Transpiration einen Bilanzquotienten der Wasserökonomie, der allein es gestattete, über die für das ganze Problem wichtige Frage der Entstehung eines Mißverhältnisses in der Wasserbilanz zuverlässigen Aufschluß zu bekommen. Im Winter 1913/14 wurde mit den anatomischen Studien begonnen; die physiologischen Versuche wurden im Frühjahr und Sommer 1914 unter besseren Arbeitsbedingungen (bei konstantem Licht) fortgesetzt, aber durch den Krieg jäh abgebrochen. Nach Wiederaufnahme der Arbeit im Frühjahr 1917 blieben sie teils aus äußeren Gründen, teils deshalb liegen, weil erst in der morphologisch-ökologischen Frage als Voraussetzung des ganzen Problems durch eine kritische Analyse Klarheit geschaffen werden mußte. Es war zunächst unsere Aufgabe, nachzuprüfen, inwieweit man überhaupt berechtigt ist von einer »entschiedenen« Xeromorphie der Hochmoorpflanzen ganz allgemein zu sprechen. Sodann aber, falls die anatomischen Studien wirklich beweiskräftige Xerophyten zutage fördern würden, zu untersuchen, ob aus ihnen ein Schluß im Sinne Schimpers auf ein im Hochmoorboden allgemein und während der ganzen Vegetationszeit wirksames, in den »Humussäuren« des Wassers gelegenes Agens einer »physiologischen Trockenheit« der Hochmoore im ausdrücklichen Gegensatz zu den Flachmooren abgeleitet werden darf. Daraus entstand die vorliegende Abhandlung. Sie stellt den ersten Teil der »Kritischen und vergleichenden Untersuchungen über das ökologische Moorproblem« dar. Die Veröffentlichung des zweiten, physiologischen Teiles kann erst nach Erweiterung und Abschluß der wieder aufgenommenen Versuche erfolgen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Fitting, bin ich für das große Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, und die wertvollen Ratschläge, durch die er meine Studien ganz wesentlich förderte, zu dauerndem Dank verpflichtet.

B. Die Torf-Ericaceen als angeblicher Beweis für die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen.

I. Theoretisches.

1. »Typische« Hochmoorpflanzen.

Als Hochmoorpflanzen werden, wo immer das Problem berührt wird, (Kerner, 1887, I. Bd., p. 281, Früh und Schröter, 1904, Transeau, 1906, p. 18 ff., Neger, 1913, p. 165), von europäischen und amerikanischen Hochmooren folgende Arten genannt: Andromeda polifolia, Chamädaphne calyculata, Vaccinium oxycoccus und corymbosum, Vaccinium vitis idea, Oxycoccus macrocarpus, Ledum palustre und groenlandicum, Empetrum nigrum, Nardus stricta, Vaccinium uliginosum, daneben auch Erica tetralix, Calluna vulgaris und Vaccinium myrtillus. Transeau nennt zwar auch einige krautige Pflanzen, wie Eriophorum virginicum und Sarracenia purpurea; doch herrschen auch bei ihm die immergrünen Ericaceen und anderen Holzpflanzen vor, desgleichen bei Früh und Schröter in der Übersichtstabelle über die biologischen Unterschiede von Flach- und Hochmoorpflanzen, wo außer den Ericaceen nur Scirpus caespitosus und Eriophorum vaginatum genannt sind.

Diese Auslese zeigt, falls sie von einem — meist vorliegenden — sekundären Hochmoor, einem Heidemoor Graebners, stammt, beinahe erschöpfend die Flora entweder des vom Menschen entwässerten und darum von Sphagnen fast entblößten Hochmoortorfbodens, oder allenfalls die eines natürlichen Endgliedes in der Entwicklung eines eben gelegenen Hochmoores, bei welchem sich die zur Verdrängung der Sphagnen und hygrophilen Kräuter führenden physikalischen und chemischen Veränderungen wahrscheinlich ohne das Zutun des Menschen aus hier nicht zu erörternden Gründen allmählich von selbst vollziehen. In diesen Fällen schalten die Pflanzen für den Kern unseres Problems vorläufig überhaupt aus; denn für die Xero-

morphie der auf solchem, auch physikalisch bereits mehr oder minder trockenem Torfboden wachsenden Ericaceen braucht füglich kein Faktor der »physiologischen Trockenheit« gesucht oder im Substrat angenommen zu werden. Bezeichnet die Auswahl aber den Pflanzentypus des primären Hochmoores oder der auf sekundärem Moor in alten Torfstichen neugebildeten und ihrer Zusammensetzung wie auch der allgemeinen Physiognomie wegen hier gleichwohl als primär anzuführenden Bestände, so ist sie außerordentlich beschränkt und durchaus willkürlich. Denn es kann kaum angenommen werden, daß die allenthalben die Sphagnumbulte und dazwischenliegenden nassen Schlenken besiedelnden krautigen Pflanzen wie die Droseraceen, Rhynchosporaarten, Juncusarten, Parnassia palustris, Viola palustris, Menyanthes trifoliata, und Scheuchzeria palustris übersehen wurden. Aber da sie sich mit dem besten Willen nicht zu Xerophyten stempeln ließen, paßten sie offenbar nicht in die von den Xerophyten nun einmal abgeleitete Vorstellung und waren infolgedessen nicht »typisch«. Nur so ist es zu verstehen, daß, um nur einige mir wichtig erscheinende Vertreter anzuführen, Pflanzen wie Viola palustris und Drosera rotundifolia bei der Erörterung des ökologischen Moorproblems so völlig auf die Seite gestellt werden konnten[1], während sie doch, was die Menge der auf verhältnismäßig kleinem Raum versammelten Individuen und das regelmäßige Auftreten in den verschiedensten Moorgegenden anlangt, ebenso »typische« Hochmoorpflanzen sind, wie etwa Vaccinium oxycoccus und bestimmt typischere als die Heidelbeere oder die Preißelbeere. Daß beide, wie übrigens auch die anderen bei der Erörterung des Problems merkwürdigerweise nie oder nur sehr nebenbei in den Kreis der Betrachtungen gezogenen nicht xeromorphen Kräuter, auch auf Flachmooren, gelegentlich sogar auf mineralischem Boden vorkommen, kann nicht der Grund gewesen sein; denn darin unterscheiden sie sich keineswegs von den oben erwähnten »typischen« Hochmoorpflanzen.

[1]) Dies ist um so merkwürdiger, als von Kihlman (1890, p. 112) das Vorkommen nicht xeromorpher Pflanzen inmitten der xeromorphen ausdrücklich hervorgehoben wurde und er diesen und andere Einwände gegen seine eigene Ansicht eingehend selbstkritisch würdigt.

Die Torfericaceen haben ihre hauptsächlichste Verbreitung auf den entwässerten Hochmooren, die wegen ihres geringeren Wassergehaltes und damit stärkeren Zersetzungsgrades der Oberfläche zu der Formation der »Heide« zu rechnen sind. Daneben sind sie recht eigentlich charakteristisch für das Zwischenmoor, jene Übergangsformation, die sich auf ausgewachsenen Flachmooren bei ungenügender Nährsalzzufuhr von unten und Aufstauen des atmosphärischen Wassers auf dem verdichteten Torf herausbildet oder am Rande der Hochmoore häufig den Übergang zum mineralischen Boden vermittelt. Auf diese Stellung der Ericaceen als Zwischenmoorpflanzen weist Groß (1912, p. 232) mit Recht nachdrücklich hin. Um ihr Auftreten auf den Hochmooren zu erörtern, muß kurz auf die drei von Potonié (1908/12) als »Seeklima-Hochmoore«, »Landklima-Hochmoore«, und »Höhen-Hochmoore« bezeichneten Typen eingegangen werden

Zu den Seeklima-Hochmooren sind die in Gegenden mit einer Niederschlagsmenge von 600—900 mm Jahresdurchschnitt gelegenen Hochmoore zu rechnen. Sie stellen wesentlich ein einziges Sphagnetum, einen riesigen Moosteppich dar, der durch die Armut an höheren Pflanzen auffällt (vgl. die klassische Arbeit von C. A. Weber, 1902). Nur Eriophorum vaginatum, Scheuchzeria palustris und Drosera rotundifolia vermögen mit dem raschwachsenden Moosteppich Schritt zu halten und treten in Massen auf. Ericaceen siedeln sich, mit Ausnahme von Andromeda polifolia und Vaccinium oxycoccus, welche die ganze Oberfläche überziehen, ebenso spärlich an wie Krüppelkiefern, Pinus silvestris, var. turfosa. Solche Moore gibt es in Deutschland in größerer Ausdehnung nur noch in Ostpreußen (vgl. Groß, 1912, p. 211). Ursprünglich gehörten wohl auch die nordwestdeutschen Hochmoore hierher, heute sind sie aber zum größten Teil durch die Entwässerung verheidet.

Auf Landklima-Hochmooren in Binnenlandsgebieten mit einer durchschnittlichen Niederschlagsmenge von weniger als 500 mm machen sich bei sehr geringem Wachstum des Sphagnums die Heidesträucher breit und bedecken die ganze Fläche, insbesondere die Bulte[1], begleitet von Birken und niederen Kiefern. Dazwischen siedeln sich aber außer den bei Seeklima-Hochmooren angetroffenen auch viele andere krautige Pflanzen an, die dort im rasch wachsenden und erstickenden Sphagnum spärlicher auftraten oder gänzlich fehlten, da ihnen die Einrichtungen abgehen, mittels deren jene mit dem sich stets erhöhenden Sphagnumteppich Schritt halten. Es seien hier genannt die Carices, Scirpus- und Juncusarten, Rhynchospora und Narthecium ossifragum. Immerhin bestimmen aber doch die Sträucher der Ericaceen die Physiognomie des Moores.

[1]) Vgl. auch Griesebach (1845).

In den Mittel- und Hochgebirgen mit Niederschlagsmengen von 900 bis 1400 mm bilden sich Höhen-Hochmoore, auf denen trotz den vielen Niederschlägen und der hohen Luftfeuchtigkeit das Sphagnum, wohl infolge der tieferen Temperatur, nicht viel besser entwickelt ist, als auf den Landklima-Hochmooren. Hieraus erklärt sich wiederum ein Überwiegen der Ericaceen und anderer Holzgewächse. Dazu gesellen sich aber viele Zwischen- und Flachmoorpflanzen, ja sogar Pflanzen von mineralischem Boden, deren höhere Nährsalzbedürfnisse offenbar durch die auf häufig stark geneigtem Untergrund erfolgende größere Wasserbewegung im Torf befriedigt werden. Von solchen trifft man auf den Hochmooren des Schwarzwaldes allenthalben wohl entwickelt und sehr zahlreich Parnassia palustris, Comarum palustre, Juncus effusus, filiformis, conglomeratus L, supinus, squarrosus, Ranunculus flammula, Menyanthes trifoliata, Melampyrum pratense, vereinzelt Epilobium palustre. Solche Höhen-Hochmoore weisen sämtliche deutschen Mittelgebirge auf. In ihnen trifft man aber auch noch einen anderen Typus, dessen Charakter als reines Sphagnum-Moor, soweit es noch nicht entwässert ist, mit dem der Seeklima-Hochmoore übereinstimmt. Das sind die in Mulden und glazialen Wannen als Ausfüllung ehemaliger Seen entstandenen Moore, selbstverständlich nur soweit sie gerade hochmoorige Entwicklungsstadien durchmachen. Es seien hier außerdem angeführt die Hochmoore der Bayrischen Hochebene, insbesondere der Moränengegend des Starnberger-, Ammer-, Wörth- und Chiem-Sees, sowie, um ein besonders interessantes herauszugreifen, das Kirchseeoner Moor bei München (vgl. d. Ber. über die Arbeiten der Kgl. Bayr. Moorkulturanstalt in den Jahren 1904 bis 1906, München 1905/07).

Im Granit und Buntsandstein des Schwarzwaldes folgt der Verlauf der organischen Verlandung der Kaar-Seen[1] infolge der Nährsalzarmut nicht dem bekannten Schema, wie es von C. A. Weber und von Potonié auf Grund der Schichtenfolge norddeutscher Moore ausgearbeitet wurde. Dort trifft man nämlich Verlandungsbestände von direktem Hochmoorcharakter, so z. B. am Schluchsee und am Bannwaldsee, und als wenig bekannte, für unser Problem aber wichtige Naturerscheinung eine schwimmende Hochmoorinsel im Kaarsee „Nonnenmattweiher" am Köhlgarten. Auf diesem einwandfrei primären Hochmoor spielen die Ericaceen — wiederum abgesehen von Vaccinium oxycoccus — eine sehr untergeordnete Rolle und stehen zerstreut auf der Inselfläche, die einen einzigen Sphagnumteppich darstellt, welcher über und über mit Drosera rotundifolia und Eriophorum vaginatum gespickt ist. Es wird deshalb auf dieses Moor hier so viel Wert gelegt, weil es in seiner völligen Ursprünglichkeit den stärksten physiognomischen Gegensatz zu den entwässerten, verheideten Hochmooren Nordwestdeutschlands, wie auch zu dem entwässerten Teil des Schluchsee-Moores, dem Hochmoor Jungholz auf dem Hotzenwald und anderen sekundären Hochmooren des Schwarzwaldes darstellt.

In den hochnordischen Gebieten scheint keine scharfe Trennung mehr in Hoch-

[1]) Der „normale" Aufbau anderer Schwarzwaldhochmoore, wie er erst durch die Arbeit von Stark (1912) bekannt wurde, wird dadurch nicht berührt.

und Flachmoore stattzufinden; doch ist das Auftreten der Ericaceen offenbar nicht wesentlich verschieden von der auf Mooren der gemäßigten Zone beschriebenen Verteilung. Von Nathorst (1883, p. 443) werden sie bei der Aufzählung der „eigentlichen Sumpfpflanzen" von Spitzbergen überhaupt nicht genannt, ohne daß sie in der dortigen Flora fehlten. Dagegen hebt Nathorst ihr und der Empetraceen gänzliches Fehlen auf Novaja Semlia als merkwürdig hervor (1883, p. 438). Auf Russisch-Lappland gehören die immergrünen Ericaceen nach Kihlman (1890, p. 108) „zu den häufigsten und verbreitetsten Bewohnern des nassen Bodens". Doch werden außerdem so viele andere krautige Pflanzen, meist Cyperaceen, als gleichfalls charakteristisch angeführt, daß die Ericaceen auch hier nicht als „typische" Hochmoorpflanzen gelten können im Gegensatz zu anderen Gewächsen. In den Tundren der Samojeden gewinnen die immergrünen und damit xeromorphen Pflanzen eine größere Verbreitung, Empetrum nigrum wird von Schübeler (1873/75, p. 325) als allgemein verbreitet hervorgehoben. Die Verhältnisse gelten auch für Grönland (vgl. Holm, 1887; über die schwedischen Sumpfpflanzen auch Nilsson, 1898, p. 9/14). In den Alpen finden wir die xeromorphen Ericaceen und Empetrum nigrum in der „alpinen Ericaceenheide, dem trockenen alpinen Äquivalent des Hochmoores" (Schröter, 1908, p. 135). Da diese Formation also etwa derjenigen des Graebnerschen Heidemoores entspricht, so begnügen wir uns mit diesem Hinweis.

Man kann also zusammenfassend sagen: die Ericaceen sind auch auf den primären Hochmooren durch einige Arten vertreten. Im reinen Sphagnetum der Seeklima-Hochmoore, der in Wannen gelegenen Verlandungsmoore, sowie in den schwimmenden Sphagnum-Mooren der nährsalzarmen Schwarzwaldseen sind sie bis auf Vaccinium oxycoccus und Andromeda polifolia fast ganz verdrängt. Auf den übrigen Höhen-Hochmooren kommen sie in großer Zahl und sehr verbreitet vor. Auf den trockeneren Landklima-Hochmooren bilden alle oben genannten Arten Bestände, während der mehr oder minder nackte Torf der sekundären, d. h. entwässerten Hochmoore und des alpinen Äquivalents des Hochmoores, der alpinen Ericaceenheide, von ihnen völlig bedeckt ist, wobei gerade das Vorherrschen von Calluna vulgaris, Vaccinium myrtillus und vitis idea — die Feuchtigkeit liebenden Andromeda polifolia und Vaccinium oxycoccus schalten hier gänzlich aus — im Verein mit Tundraflechten den Eindruck der »Heide« hervorrufen, welcher Formation sie eigentlich und ursprünglich wohl angehören. Wirklich »typisch« sind die Ericaceen nur für die Heide, das Heidemoor Graebners und für das

Zwischenmoor; für das Hochmoor sind sie es mit keinem größeren Recht als Drosera, Eriophorum vaginatum, Scirpus caespitosus, Viola palustris und Scheuchzeria palustris. Dies muß nachdrücklich betont werden, weil auch in der» Biologie« von Neger (1913. p. 165), bei der kurzen Erörterung des Problems die mit »extrem xerophiler Organisation« ausgestatteten Ericaceen nebst Empetrum nigrum als »typische« Hochmoorpflanzen willkürlich herausgegriffen sind.

Hätte zufällig die floristische Erforschung der Hochmoore anstatt in Nordwestdeutschland in den Küstengebieten Ostpreußens ihren Anfang genommen, und hätten Kerner, Warming, Schimper, Neger derartige Aufnahmen bei ihren zusammenfassenden Darstellungen vorgelegen, so wäre die Ansicht von der Xeromorphie der Hochmoorpflanzen in der heutigen Einseitigkeit vielleicht nie aufgetaucht, und damit wohl ebensowenig die Theorie, oder besser gesagt, die Hypothese von der physiologischen Trockenheit der Hochmoore gegenüber den Flachmooren.

2. Vorkommen auf Hochmoor infolge seiner Kalkarmut und anderer Faktoren.

Nun bleibt noch immer rätselhaft, daß die xerophilen und xeromorphen Ericaceen der trockenen Heide auf dem nassen Hochmoor überhaupt gedeihen, stellenweise sogar die Oberhand gewinnen. Und es war eine geistreiche Idee von Schimper (1898, p. 18): also müsse offenbar der Hochmoorboden trotz seiner physikalischen Nässe für jene Pflanzen physiologisch trocken sein. Die alte Anschauung fordert also zur Erklärung jener merkwürdigen Erscheinung eine Übereinstimmung der beiden so verschiedenartigen Böden hinsichtlich ihres physiologischen, d. h. für die Pflanze verfügbaren Wassergehaltes.

Hierzu ist aber zu bemerken, daß die ausschließliche Betonung dieser noch dazu hypothetischen Übereinstimmung gegenüber mehreren tatsächlichen gemeinsamen Faktoren wiederum willkürlich ist[1]. Es ist nicht einzusehen, warum eine

[1]) Den Gedanken, daß das Gemeinsame hier gar nicht in dem Maß der Wasserversorgung zu liegen braucht, finde ich auch bei Renner (1915a, p. 678) und Stomps (1915, p. 215).

erst noch zu beweisende Übereinstimmung für die Besiedelung der Hochmoore mit Heidepflanzen maßgeblicher sein soll als verschiedene bereits erkannte und auch anderwärts in ihrer pflanzenverteilenden Wirkung studierte Faktoren, die im Hochmoor ebenso wirksam sind, wie in der typischen Heideformation. Schon die Tatsache, daß der Hochmoorboden sehr wenig Nährsalze, vor allem fast keinen Kalk enthält, (vgl. Graebner, 1910, p. 234: in hunderttausend Teilen Wasser 1—5 Teile Salze), macht es verständlich, daß er gerade für die meisten Ericaceen ein geeignetes Substrat abgibt. Aus der pflanzengeographischen Forschung ist bekannt, daß die hier in Betracht kommenden Ericaceen, wie auch zwei andere als xeromorphe Hochmoorbewohner von der Heide der alten Anschauung stets willkommene Vertreter: Empetrum nigrum und Nardus stricta, sehr kalkarmen Boden bevorzugen. Außerdem haben die Versuche von Graebner (1910, p. 234) und Büsgen (1914, p. 535) gezeigt, daß die Ericaceen zu ihrem Gedeihen ein kalkarmes Substrat verlangen.

Zwar gelang es Weber (1902, p. 150), mehrere Hochmoorpflanzen in den Kulturgefäßen der Moorversuchsstation in Bremen bei starker Düngung mit Kalk, Kali, Phosphorsäure und Nitraten heranzuziehen und mehrere Jahre hindurch bei üppigem Wachstum zur Fruchtreife zu bringen, aber er sagt selbst (1902, p. 150): »es bedarf nur der häufigen Entfernung von Gräsern und anderen autotrophen Gewächsen, die sich gern auf den im Freien stehenden Töpfen ansiedeln und die Moor- und Heidepflanzen überwuchern, wenn man sie gewähren läßt«. Damit ist allerdings der Beweis erbracht, daß die Moor-Ericaceen und Hochmoorpflanzen überhaupt sehr wohl auf einem nährstoffreichen und sogar sehr kalkreichen Boden zu gedeihen vermögen, d. h. daß jene Stoffe ihnen nicht unmittelbar schädlich sind.

Dieses Ergebnis der Weberschen Versuche ist für die Ökologie der Kiesel- und Kalkpflanzen von großer Bedeutung. Andererseits geht aber deutlich aus den Versuchen hervor, daß die Ericaceen sich in der freien Natur auf Nährsalz- bzw. kalkreichem Boden doch nicht halten können. Der »Kampf um die Nährsalze«, der in der Ökologie als auslesendes Prinzip

zweifellos eine große Bedeutung hat, weist ihnen ihre Plätze auf unfruchtbaren Sandböden, Heiden und Hochmooren zu, an deren Kalkarmut sie nun einmal in unerklärlicher Weise angepaßt sind. Daß sie Substrate von so verschiedenem Wassergehalt besiedeln, bleibt sehr merkwürdig. Es scheint eben, daß die physikalischen Eigenschaften des Bodens bei ihnen, sehr im Gegensatz zu den meisten übrigen Pflanzen, nicht die Bedeutung haben, die man den chemischen hier zuschreiben muß[1]. Dazu kommt noch ein gemeinsamer biologischer Faktor, der für die Ericaceen ein Lebensfaktor zu sein scheint, nämlich das Gedeihen derjenigen Bodenpilze, die mit den Wurzeln die bekannte endotrophe Mycorrhiza eingehen. Es ist ja doch möglich, daß diese Pilze an sich schon ein saures Substrat verlangen. Jedenfalls vermögen solche Überlegungen das pflanzengeographische Rätsel der Ericaceen auf Hochmooren etwas verständlicher zu machen.

3. Vorwiegen der eigentlichen Hochmoorericaceen Vaccinium oxycoccus und Andromeda polifolia im rasch wachsenden Sphagnetum.

Im rasch wachsenden Sphagnetum der Seeklima-Hochmoore oder der seltenen in Seen gelegenen, schwimmenden Hochmoore fällt die große Armut an höheren Pflanzen sofort in die Augen. Um so größere Bedeutung erlangt natürlich hier das den Moosteppich allenthalben überziehende Vaccinium oxycoccus, zu dem sich häufig noch Andromeda polifolia gesellt, während von den übrigen Ericaceen Vaccinium vitis idea und myrtillus überhaupt fehlen, Vaccinium uliginosum, Calluna vulgaris, in Norddeutschland auch Erica tetralix, nur spärlich auftreten. Dieses tatsächliche Überwiegen der mit äußerst wirksamen xeromorphen Einrichtungen versehenen Ericaceen unter einer oft nur noch aus Drosera, Viola palustris, Eriophorum vaginatum, in Nordamerika auch Sarrazenia purpurea bestehenden

[1]) Die Nährsalzarmut als maßgebenden Faktor betont neuerdings Stomps (1915). Übrigens ist hier klar das Aprioristische der herrschenden Meinung erkannt und betont, daß man sich der Schimperschen Hypothese gegenüber kritisch verhalten müsse.

Flora könnte leicht zu der im Schimperschen Dogma befangenen Ansicht führen, nur Pflanzen mit xeromorphen Merkmalen vermöchten das humussaure oder sonst irgendwie »physiologisch trockene« Sphagnetum zu besiedeln. In Wirklichkeit fehlen die meisten Moorpflanzen, soweit sie überhaupt durch geringes Nährsalzbedürfnis hier in Betracht kommen, im rasch wachsendem Sphagnetum offenbar nur deshalb, weil sie den Ericaceen gegenüber benachteiligt sind, die mittels Adventiv-Wurzeln ihre wasseraufsaugenden Organe immer in die lufthaltigen oberen Schichten verlegen, während die tiefer liegenden bald erstickt werden und absterben. Außer Drosera rotundifolia sind Eriophorum vaginatum und Scirpus caespitosus an die Bedingungen eines solchen Sphagnetums in ähnlicher zweckmäßiger Weise angepaßt, was C. A. Weber (1902, p. 18 ff.) in überzeugender Weise dargetan hat.

Abgesehen von der kaum zu bezweifelnden Hygromorphie von Drosera rotundifolia inmitten jener xeromorphen Ericaceen beweist das Gedeihen der ebensowenig xeromorphen Parnassia palustris, Viola palustris, Juncus supinus, Ranunculus flammula, Menyanthes trifoliata, Rhynchospora alba und fusca und Scheuchzeria palustris im langsam wachsenden Sphagnetum der Höhen-Hochmoore, daß also neben dem Nährsalzgehalt nur das Wachstumstempo des Sphagnums die Auslese bewirkte. Denn nur hierin unterscheiden sich die beiden Hochmoortypen: Seeklima- und Höhenhochmoor, während die für die Xeromorphie angeblich verantwortlichen Faktoren, Anwesenheit freier Humussäure, bzw. Fehlen des neutralisierenden Kalkes, in beiden die gleichen sind, wovon ich mich in den verschiedensten Moorgegenden mit Lackmuspapier und Ammoniumoxalat in essigsaurer Lösung wiederholt überzeugt habe.

4. Winterbeständigkeit der xeromorphen Ericaceen.

Die Xeromorphie der als »typische« Hochmoorpflanzen herausgegriffenen Ericaceen ist die Voraussetzung zu Schimpers Theorie von der physiologischen Trockenheit des Hochmoorbodens. Sie zwangen Schimper zu jener Annahme. Nun sind aber die meisten Torfericaceen immergrüne Pflanzen,

welche Tatsache allein genügt, um die Schutzvorrichtungen der Blätter gegen starke[1] Transpiration zu erklären. Auf diesen Faktor haben u. a. Früh und Schröter (1904) und neuerdings Gates (1914) hingewiesen, allerdings ohne die nötigen Folgerungen daraus zu ziehen. Es liegt gar keine zwingende Notwendigkeit vor, für die xeromorphen Ericaceen gerade im Hochmoor einen »physiologisch trockenen« Faktor zu fordern. Und umgekehrt können sie niemals Kriterien solcher hypothetischen Faktoren sein, da sie die Struktureigentümlichkeiten, die jene hervorrufen sollen, schon von vornherein und, wie gleich zu beweisen, auch auf mineralischem Boden aus anderen Gründen bereits besitzen. Wie man aus der Beobachtung, daß xeromorphe Ericaceen auf dem Hochmoor bestandbildend auftreten und stellenweise überwiegen, den Schluß zu ziehen sich für berechtigt hielt, also müsse der Hochmoorboden bei seinen Bewohnern Xeromorphie bedingen, so könnte man ja ebensogut behaupten, in einem mineralischen Substrat, etwa einem kalkarmen Berghang, müßten wirksame, die Wasseraufnahme hemmende Faktoren tätig sein, wenn darauf unter wenigen anderen Pflanzen einmal Vaccinium vitis idea und Arctostaphylos uva ursi vorherrschen und den Vegetationscharakter bestimmen. Und doch sind auch hier die ausgesprochenen Transpirationsschutzeinrichtungen der Ericaceen offenbar allein aus ihrer Winterbeständigkeit zu erklären. Den Anteil örtlicher Bodenfaktoren an der Xeromorphie kann weder auf dem Hochmoor noch auf dem Mineralboden jemand beweisen.

II. Vergleichend-Anatomisches.

1. Die immergrünen Ericaceen und ihre Xeromorphie auf Hochmoor und Mineralboden.

Immerhin könnten aber noch graduelle Unterschiede bestehen in der Xeromorphie der Blätter der Ericaceen vom Hochmoor und derer vom Mineralboden, Unterschiede, die dem

[1]) Daß man übrigens aus der Anatomie allein nicht mit unbedingter Sicherheit auf schwache Transpiration schließen darf, geht aus vergleichenden Versuchen von Boysen Jensen (1917) hervor, der nach der Bedeutung der Xeromorphie von Vaccinium vitis idaea, Empetrum nigrum u. a. inmitten nicht xeromorpher Hochmoorpflanzen fragt. Die Versuche hatten

gleichsam — von heute aus betrachtet — a priori bestehenden Organisationsxerophytismus, der wohl als Ökologismus im Sinne Dettos (1904) aufzufassen ist, noch ein edaphisches Gepräge verleihen würden.

Zur Entscheidung dieser von vornherein ziemlich unwahrscheinlichen Möglichkeit wurde der Blattbau zweier immergrüner Arten, Vaccinium vitis idea und oxycoccus, von denen mehrere Individuen verschiedenen Hochmooren (Hohes Venn und Schwarzwald) entnommen waren, verglichen mit dem ebensolcher Pflanzen, die auf mineralischem Boden gewachsen waren [1].

Von Vaccinium vitis idea, die im primären Hochmoor überhaupt nicht oder nur auf den trockenen, verheideten Endgliedern, im reinen Sphagnetum allenfalls noch auf trockeneren (Polytrichum- oder Heid-) Bulten vorkommt, ist zu berichten, daß als Vergleichsobjekte zu den vom mineralischen Boden stammenden Pflanzen solche von verheideten Hochmooren (Sourbrodt, Hohes Venn und Jungholz, Schwarzwald) benutzt wurden.

a) Vaccinium oxycoccus.

Bei Vaccinium oxycoccus fiel als Unterschied auf, daß die Blätter vom Hochmoor durchschnittlich um ein geringes dicker

das merkwürdige Ergebnis, daß die Transpiration bei den xeromorphen gegenüber den nicht xeromorphen (z. B. Vacc. uliginosum) kaum verändert ist, da der Betrag der Hemmung der Wasserabgabe infolge der bekannten anatomischen Einrichtungen ausgeglichen wird dadurch, daß bei ihnen die Stomata offener sind.

[1]) Andromeda polifolia traf ich niemals außerhalb des Sphagnetums, allenfalls noch im Zwischenmoor; jedoch wären auch diese Standorte zum Vergleich mit dem reinen Sphagnetum nicht angebracht gewesen, da, wie ich mich überzeugte, auch hier noch viel freie Säure im Wasser gelöst war. Die andere oft erwähnte immergrüne Ericacee, Ledum palustre, war mir nicht zugänglich, da sie in Nordwestdeutschland fehlt, in Süddeutschland auf dem letzten Standort am Holosee im nördlichen Schwarzwald leider ausgestorben ist (vgl. Müller 1909, p. 314). Auf die Zusendung von Material aus Ostpreußen verzichtete ich, da es für den hier vorzunehmenden Vergleich ganz besonders darauf ankommt, über die Verhältnisse des Standortes nach verschiedenen Richtungen hin durch den Augenschein genau unterrichtet zu sein. Übrigens ist gerade für Ledum palustre von Stenström (1895, p. 144) nachgewiesen, daß die Xeromorphie dieser winterharten Ericacee außerordentlich starr fixiert ist; seine Messungen der Außenwand und der Cuticula ergaben ganz dasselbe Maß, ob die Pflanzen in höheren Breiten und auf anderem Boden gesammelt waren oder ob sie Waldsümpfen der südlicheren Teile Skandinaviens entstammten.

waren, und zwar beruht dies darauf, daß die Palisaden länger sind. In der Ausbildung des Mesophylls ist ein Unterschied insofern zu erkennen, als bei den Pflanzen des Hochmoors zwei Lagen Palisaden ausgebildet sind, an welche das Schwammparenchym ansetzt, während in den Blättern der Pflanzen vom Mineralboden die zweite Lage schon nicht mehr so deutlich als Palisadenschicht charakterisiert ist und den Übergang zum Schwammparenchym vermittelt. An der Epidermis der Oberseite fällt auf, daß die Zellen der Pflanzen vom Hochmoor länger gestreckt und an der Außenwand nur wenig stärker verdickt sind als an der gleichfalls verdickten Innenwand, während die Verdickung der Außenwand bei den Pflanzen vom Mineralboden fast doppelt so stark ist, wie die der Innenwand. Das Verhältnis von Innenwand zu Außenwand der oberen Epidermis betrug bei den Pflanzen vom Hochmoor etwa 1:1,3; bei denen vom Mineralboden dagegen 1:1,8. An den Spaltöffnungen ist kein Unterschied festzustellen, ebensowenig in der Ausbildung der Cuticula und der Cuticularschichten; beide Pflanzen weisen beiderseits sehr starke Cutinisierungen auf.

Der Vergleich ergibt also bei dieser Hochmoorericacee, wenn man den Unterschieden überhaupt irgendeine Bedeutung beimessen darf, eher eine Erhöhung der xeromorphen Merkmale bei den Pflanzen vom Mineralboden als bei denen vom Hochmoor. Aber es wird hier auf die wohl schwerlich in der angedeuteten Richtung zu verwertenden Unterschiede ebensowenig Wert gelegt, wie andererseits in den Blättern vom Hochmoor auf die bessere Ausbildung des Palisadenparenchyms, welche diejenigen Forscher in der entgegengesetzten Richtung deuten wollen, die in stärkerer Ausbildung dieses Gewebes allgemein ein xeromorphes Merkmal erblicken zu dürfen glauben (insbesonderes Transeau, 1906, bei seinen Rumexversuchen).

b) Vaccinium vitis idaea.

Da es mir zunächst darauf ankam, im Gegensatz zu den Preißelbeerpflanzen vom Hochmoor solche von irgendeinem mineralischen Substrat überhaupt zu untersuchen, achtete ich anfangs nicht darauf, daß die übrigen Bedingungen, die auf

den Blattbau Einfluß haben, für den Vergleich möglichst dieselben sein müssen, und verglich zunächst Pflanzen aus einem Wald mit denen vom Hochmoor. Hier waren nun Unterschiede regelmäßig so deutlich vorhanden, daß ihnen weitere Aufmerksamkeit geschenkt werden mußte. Vor allem war bei den Moorpflanzen das Palisadenparenchym beträchtlich stärker entwickelt als bei den Waldpflanzen; es folgten unter der Epidermis 6 Lagen ebenso langer wie breiter, kaum mehr Palisaden zu nennender Assimilationsparenchymzellen, während bei den Pflanzen vom Mineralboden nur 3—4 solche Lagen ausgebildet waren. Außerdem war bei den Pflanzen vom Moor die Epidermisaußenwand der Oberseite stärker verdickt, als bei den Pflanzen des Waldes.

Nun mußte sich einem bei längerer Betrachtung der beiden Blattquerschnitte die Ansicht geradezu aufdrängen, daß hier dieselben Unterschiede vorliegen, wie sie sonst bei Sonnen- und Schattenblättern verbreitet sind. Auch dort findet man ja bei den Blättern, die stärkerer Besonnung ausgesetzt sind, ein stärkeres Palisadenparenchym wie auch meist eine dickere Epidermisaußenwand. Um diesen störenden Faktor, der bei dem ersten Vergleich die Unterschiede zu mindesten mitbedingt haben könnte, auszuschalten, wurden jetzt mit den Pflanzen vom sonnigen Hochmoor solche verglichen, die auf mineralischem Boden ebenso starker direkter Bestrahlung ausgesetzt waren. Dieser Faktor war also jetzt beiden Vergleichspflanzen gemeinsam und damit für die vorliegende Erörterung nicht mehr vorhanden. Und hierbei zeigte sich nun sehr deutlich, daß der vorher gefundene Unterschied in der Tat nur auf die verschiedene Besonnung zurückzuführen ist, daß also edaphische, angeblich Xeromorphie bedingende Faktoren daran nicht beteiligt sind, oder mindestens, um mich vorsichtig auszudrücken, daß man aus solchen Unterschieden ihre Wirksamkeit niemals erschließen kann. Die Blätter der Pflanzen vom sonnigen Mineralboden (Bernau, Schwarzwald) hatten jetzt sogar noch ein stärkeres Palisadenparenchym entwickelt und waren infolgedessen etwas dicker als die vom Hochmoor (aus derselben Höhenlage!), zu denen die Sonnenstrahlen gleichfalls ungehinderten Zutritt hatten. Die Verdickungen der Epidermis-

außenwände waren bei den Pflanzen aus dem Hohen Venn wieder etwas verschieden, wie folgende Zusammenstellung zeigt:

	Mineralboden	Hochmoor
Oberseite	3—3,25 Teilstr.	4—4,25 Teilstr.
Unterseite	2,75 „	2 „

Bei den Blättern der Hochmoorpflanzen ist die Außenwand der Oberseite stärker verdickt, bei denen vom Mineralboden diejenige der Unterseite. Solche Unterschiede waren bei den Pflanzen aus dem Schwarzwald nicht vorhanden Da nun die gleiche Verdickung der Außenwände an sich noch nichts besagen kann, wurden ihre Cutinisierungen genau verglichen; denn es könnte ja letzten Endes hiervon abhängen, ob die Transpiration der gleichen Blattoberflächen — unter sonst gleichen Umständen — bei den Pflanzen vom Hochmoor herabgesetzt ist.

Die Reaktionen wurden ausgeführt mit Chlorzink-Jod, später mit Sudan III nach den Angaben von Kroemer (1903, p. 9). Sie zeigten das, was man erwarten konnte: bald schien es, als ob die Blätter der Pflanzen vom Hochmoor etwas stärker cutinisiert seien, bald glaubte man das gleiche von denen des Mineralbodens feststellen zu können. Wesentliche Unterschiede, die sich immer wieder bestätigten, liegen jedenfalls nicht vor, und die geringen, die mit einiger Sicherheit festzustellen waren, gestatten es nicht, allgemein gültige Beziehungen zwischen Cutinisierung und Substrat abzuleiten[1].

Es ist vielleicht nicht uninteressant, auf die Cuticularver-

[1]) Im übrigen muß ja in Betracht gezogen werden, daß solche Unterschiede durch vielerlei Nebenumstände mitbedingt, ja sogar allein verursacht sein können, die mit im Substrat wirkenden Faktoren nicht das geringste zu tun haben. Es braucht nur daran erinnert zu werden, daß es keineswegs leicht ist, genau gleich alte Blätter zur vergleichenden Untersuchung auszuwählen und daß an ein und derselben Pflanze, etwa von einem sehr sonnigen Standort, die verschiedenen Blätter je nach ihrer Stellung und gegenseitigen Beschattung sehr verschiedenen Bestrahlungsintensitäten ausgesetzt sein werden und infolgedessen auch verschieden gebaut sein können. Dasselbe findet man ja auch bei ein und derselben Buche. Jedenfalls führen solche Überlegungen dazu, den bei ähnlichen Vergleichen vielleicht auch mit größerer Deutlichkeit festzustellenden Unterschieden nur eine bedingte Beweiskraft beizumessen und die aus ihnen abgeleiteten ökologischen Schlüsse jedenfalls nur mit äußerster Vorsicht aufzunehmen.

hältnisse noch etwas näher einzugehen. Insbesondere bei Einwirkung von kochender Sudan III-Lösung zeigte sich, daß auch bei den Pflanzen vom Mineralboden die Epidermis-Außenwände der Oberseite fast im ganzen Ausmaß ihrer Verdickung bis auf eine dünne Celluloselamelle cutinisiert sind. Dieselbe starke »Verkorkung« findet sich auch in der weniger stark verdickten Außenwand der Unterseite vor, und zwar wiederum in derselben Ausbildung auch bei den Pflanzen vom Mineralboden. Dabei fällt aber als besonders merkwürdig auf, daß auch die inneren tangentialen Epidermiswände cuticularisiert sind: Die Cuticula greift durch die Schließzellen auf die Nebenzellen über und überzieht von hier aus alle diejenigen inneren Wände der Epidermiszellen, welche nicht an Mesophyllzellen ansetzen, sondern die äußeren Begrenzungen der Interzellularräume des Schwammparenchyms darstellen. Bisher ist eine derartige Cuticula nur bei wenigen Pflanzen nachgewiesen (De Bary, 1877, p. 79); die von mir bei Vaccinium vitis idea aufgefundenen Verhältnisse decken sich mit den von H. v. Mohl (1845, p. 3) beschriebenen Ausnahmen bei Armeria-Arten, Betula alba und einigen anderen[1].

Diese eigenartige Struktur gerade auf der interzellularenreichen und Stomata führenden Unterseite des immergrünen Blattes verdient es jedenfalls, ein wirksames und eben wegen seiner Ausbildung auch auf dem Mineralboden offenbar nur mit der Winterbeständigkeit in Zusammenhang zu bringendes xeromorphes Merkmal genannt zu werden. Denn in dem Mineralboden kann ja wegen der zugleich dort wachsenden nicht xeromorphen oder gar hygromorphen Pflanzen — ich fand an einem frischen Baumschlag in unmittelbarer Nachbarschaft von Vaccinium vitis idea die hygromorphe Prenanthes purpurea! — unmöglich ein allgemeiner, Xeromorphie bedingender, edaphischer Faktor angenommen werden.

Das Ergebnis der vergleichenden Untersuchung der Blätter immergrüner Ericaceen vom Hochmoor und vom Mineralboden ist also dahin zusammenzufassen, daß ihre ausgesprochene Xeromorphie, die nach der alten Anschauung auf im Hoch-

[1]) Neuerdings berichtet Rehfous (1917) über eine solche „innere" Cuticula bei gewissen Buxaceen und wenigen anderen Pflanzen.

moorboden wirkenden, physiologische Trockenheit bedingenden Faktoren mit beruht, allein aus ihrer Winterbeständigkeit abzuleiten ist, oder zum mindesten, daß die Frage bei ihnen überhaupt nicht entschieden werden kann, da die hypothetischen formativen Wirkungen der physiologischen Trockenheit durch offenbar stärker wirkende, auch auf dem Mineralboden zur vollen Geltung kommende Faktoren verdeckt sind. Die immergrünen Ericaceen schalten daher für die Erörterung des Problems von vornherein aus; ihnen schließt sich aus naheliegenden Gründen das xeromorphe Empetrum nigrum mit seinen »ericoiden« Blättern an.

2. Die sommergrünen Ericaceen auf Hochmoor und Mineralboden.

Nun bieten aber die sommergrünen Ericaceen, Vaccinium uliginosum und myrtillus, die willkommene Möglichkeit, indirekt den Einfluß des von Schimper angenommenen Faktors vergleichend-anatomisch zu prüfen. Es ist für das Verständnis des ganzen Problems in seiner heutigen Form wichtig, daß diese doch sehr wesentliche Frage von Schimper wie auch von den speziellen Moorforschern gänzlich außer Acht gelassen wurde. Und doch hängt es meines Erachtens einzig und allein hiervon ab, ob die Ericaceen als Voraussetzung einer »physiologischen Trockenheit« der Hochmoore überhaupt bestehen können. Die sommergrünen Ericaceen allein, d. h. ihre Xeromorphie auf dem Hochmoor gegenüber dem Mineralboden, hätten eine gute Grundlage für die ganze Hypothese abgeben können. Ihnen mußte also bei der Kritik der Voraussetzungen besondere Aufmerksamkeit gewidmet werden[1].

a) Vaccinium uliginosum.

Auch hier gelangten zum Vergleich Pflanzen vom verheideten Hochmoor und solche vom zufällig schattigen

[1]) Gates (1914), der die Winterbeständigkeit als Faktor der Xeromorphie der immergrünen amerikanischen Moorericaceen betont, geht auf das eigentliche Moorproblem, die ökologische Anatomie der sommergrünen Ericaceen, leider nicht ein.

Mineralboden, so daß es nicht überraschen konnte, wieder charakteristische Unterschiede zu finden, die als Funktion der photischen Standortsbedingungen zu gelten haben. Der Blattbau war auf dem Hochmoor im ganzen derber, die Epidermen beider Seiten waren schon auf den inneren Wänden stärker verdickt als bei den Pflanzen vom Mineralboden. Insbesondere zeigten sich aber ihre Außenwände — auch auf der Unterseite — stärker verdickt, während bei den Pflanzen des schattigen Mineralbodens auf dieser spaltöffnungsführenden Seite nur eine sehr schwache Verdickung wahrgenommen werden konnte. Übereinstimmend mit der stärkeren Verdickung der Außenwände wiesen die Blätter vom Hochmoor auch stärkere Cutinisierungen auf. Dagegen waren in der Ausbildung des Assimilationsparenchyms keine deutlichen Unterschiede zu bemerken.

Um ein klares Bild zu bekommen, wurden Pflanzen vom sonnigen Mineralboden (Bernau, Schwarzwald) mit solchen des sonnigen Sphagnetums des Feldseemoores (Schwarzwald) verglichen. Die Verdickungen der Außenwände auf der Oberseite waren bei beiden entweder gleich oder bei den Pflanzen vom Sphagnetum um ein geringes stärker; die schwachen Verdickungen auf der Unterseite kommen nur den Blättern vom Mineralboden zu, bei denen vom Sphagnetum sind sie nicht mehr zu erkennen. In der Anzahl und Ausbildung der in Höhe der übrigen Epidermiszellen gelegenen Schließzellen wie auch der schwachen Cutinisierungen der Unterseite liegen Unterschiede nicht vor, dagegen waren die bei den Pflanzen des Mineralbodens ganz vorwiegend auf der Unterseite gelegenen Stomata bei den Pflanzen des reinen Sphagnetums der »Nonnenmattweiher«-Insel auch auf der Oberseite häufiger.

Also auch bei dieser sommergrünen Ericacee, die sich durch den ersten Vergleich doch als genügend plastisch erwiesen hat, sind keinerlei Anzeichen vorhanden, die darauf hindeuten, daß die Pflanzen auf dem primären Hochmoor mit erschwerter Wasseraufnahme zu kämpfen haben. Schon diese Feststellung scheint mir geeignet, die ganze Voraussetzung zu Schimpers Theorie, nämlich die »entschiedene« Xeromorphie der Hochmoorpflanzen, als sehr problematisch zu erweisen.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn wir den Vergleich

mit Pflanzen vom sonnigen Mineralboden und solchen vom sonnigen sekundären Hochmoor durchführen oder wenn wir den Blättern vom sekundären Hochmoor solche vom primären gegenüberstellen. Da zeigt sich in beiden Vergleichen ein Xeromorphie bedingender Einfluß des heidigen Hochmoors gegenüber dem Mineralboden wie auch dem nassen Sphagnetum: Die Außenwände der Epidermis sind durchweg bei den Pflanzen vom sekundären Moor beiderseits stärker verdickt und stärker cutinisiert. Wir werden auf die Bedeutung dieses Befundes noch zurückkommen.

b) Vaccinium myrtillus.

Hier zeigt das Blatt vom sonnigen verheideten Hochmoor gegenüber dem zarten dünnen Blatt vom mineralischen Waldboden den Sonnenblatt-Charakter so deutlich, wie es für ein Schulbeispiel nicht schöner gefunden werden kann. Näher braucht darauf nicht eingegangen zu werden. Es erübrigt der Vergleich der Pflanzen vom sonnigen sekundären Hochmoor mit solchen vom ebenso sonnigen Mineralboden. Hierbei sind in der Ausbildung der Epidermis Unterschiede entsprechend denen bei Vaccinium uliginosum zwar nicht zu erkennen, aber das Interzellularsystem des Mesophylls und damit die innere transpirierende Fläche ist bei dem Blatt vom sekundären Hochmoor viel geringer entwickelt als bei demjenigen vom Mineralboden. Da nun die wohl schon xeromorph zu nennenden Eigentümlichkeiten der Sonnenblätter auf dem sekundären Hochmoor bereits im letzten Vergleich bei Vaccinium uliginosum zum Teil auf edaphische und klimatische, jedenfalls nicht allein auf Bestrahlungsunterschiede zurückgeführt werden mußten, war es wichtig, nachzusehen, in wieweit Bestrahlungsdifferenzen allein den Blattbau zu verändern imstande sind. Denn wenn schon hierbei Strukturänderungen vorkommen, die das Maß des im ersten Vergleich bei der Heidelbeere gefundenen Unterschiedes erreichen, so konnten jene natürlich niemals als Kriterien dafür dienen, daß im Hochmoorboden Faktoren wirksam sind, die bei Vaccinium myrtillus Xeromorphie bedingen gegenüber dem Mineralboden.

Tatsächlich findet man bei Sonnen- und Schattenblättern

von Vaccinium myrtillus, die einem Substrat entstammen, für das wir die edaphischen und klimatischen Bedingungskomplexe wenigstens für unsere Erörterungen als gleich (cum grano salis, vgl. Kraus, 1911) annehmen dürfen, regelmäßig deutliche Unterschiede, die den Grad des beim Vergleich zwischen dem Blatt vom Hochmoor und dem vom Mineralboden gefundenen durchaus erreichen. Auch hierbei waren die Zellen der oberen Epidermis des Schattenblattes im Gegensatz zu denen des Sonnenblattes äußerst zart und an der Außenseite schwächer verdickt. Die eine Palisadenlage war nur undeutlich als solche dem Schwammparenchym gegenüber charakterisiert; sie ließ außerdem viel weitere Interzellularräume zwischen den nur wenig gestreckten, zum Teil trichterförmigem Zellen frei, während das Mesophyll beim Sonnenblatt — wohl bemerkt des gleichen Bodens und nur wenige Meter daneben — sich deutlich in kompakteres, 1—2 schichtiges Palisaden- und lockeres Schwammparenchym gliederte, wodurch im Verein mit den etwas dickeren Epidermiswänden ein derberer Bau erreicht wird. Rein äußerlich unterschied sich das Schattenblatt vom Sonnenblatt schon dadurch, daß es ganz beträchtlich länger und breiter, außerdem auch dünner war.

Auf der anderen Seite deuten die schon bei Vaccinium uliginosum angetroffenen und auch hier nicht zu übersehenden Unterschiede zwischen den Blättern vom sonnigen, in trockenen Zeiten auch physikalisch durchaus nicht mehr nassen, sekundären Hochmoor und denen vom ebenso sonnigen Mineralboden auf Unterschiede in der Wasserökonomie der Pflanzen dieser beiden Böden hin. Den Kern des Problems jedoch, die angebliche Xeromorphie der Pflanzen des physikalisch nassen Sphagnetums berühren sie nicht. Im übrigen ist aber beim sekundären Hochmoor gar nicht gesagt, daß der induzierende Faktor edaphischer Natur sein muß; er könnte ja ebensogut atmosphärischer Art und in der über dem dunkeln Torf außerordentlich hohen Lufttemperatur begründet sein, die ihrerseits ein ungewöhnlich hohes Sättigungsdefizit mit sich bringt. So erklärt z. B. Keilhack (1915, p. 16) die — angebliche — Xeromorphie der Pflanzen eines subtropischen Hochmoores auf Ceylon. Ein »physiologische Trockenheit«

bedingender Faktor wird von ihm gar nicht in Betracht gezogen; Untersuchungen über die Natur des Moorwassers scheint er nicht angestellt zu haben.

Für einen edaphischen Faktor als Agens der Xeromorphie der Pflanzen des austrocknenden Torfes scheinen die Versuche von Sachs (1892, p. 440) und Weber (1898, p. 165), zu sprechen; denn auf solchem Substrat kommt offenbar die von verschiedenen Seiten betonte hohe Wasserkapazität des Torfes als wirksam in Betracht. Den Unterschied zwischen nassen Böden und solchen mit mäßigem Wassergehalt in bezug auf eine Hemmung der Wasseraufnahme von Seiten der verantwortlichen Kolloide betont in diesem Zusammenhange auch Ramann (1911, p. 165). Hier ist die hypothetische Annahme einer hemmenden Wirkung der »Humussäure« im Sinne Schimpers nicht abzuweisen; denn in einigen meiner Guttations-Versuche über den Einfluß verschiedener saurer Hochmoorwässer auf die Wasseraufnahme der Wurzeln von Zea Mays konnte bei Anwendung eines stark braunen, aus sekundärem, entwässertem, reifem und stark zersetztem Torf stammenden Hochmoorwassers eine Hemmung der Wasseraufnahme beobachtet werden. Doch muß ich erst abwarten, ob die Fortsetzung dieser Versuche, vor allem mit Moorpflanzen, diesen Befund bestätigt. Er steht jedenfalls in augenfälligem Gegensatz zu den negativen Ergebnissen vieler Versuche mit solchem Hochmoorwasser, das der Rhizosphäre des Sphagnetums primärer Hochmoore entstammt, also eben dem Substrat, dessen Xeromorphie der Bewohner ja das Problem darstellt und von Schimper auf eine Hemmung der Wasseraufnahme zurückgeführt wird.

Es ist für die physiologische Seite des Problems von größter Wichtigkeit, daß der oft betonte Faktor der großen Wasserkapazität aus Gründen der Torfphysik auf dauernd wassergetränktem Boden offenbar gar nicht zur Geltung kommt, wenn das Substrat außer dem hygroskopisch von den Bodenpartikelchen gebundenen, noch frei bewegliches Wasser enthält (Sachs, 1892, p. 440). Die von den organischen Kolloiden des Torfes festgehaltenen und offenbar nicht mehr oder nur sehr schwer aufnehmbaren Wassermengen brauchen im dauernd

wassergetränkten Torfschlamm der Rhizosphäre des Sphagnetums der Seeklima-Hochmoore und der in Seen schwimmenden Hochmoore wahrscheinlich noch gar nicht angegriffen zu werden, während auf dem Torf der trockeneren, sekundären Hochmoore sich bald eine »physiologische Trockenheit« infolge der hohen Wasserkapazität oder anderer Faktoren einstellen kann. Dies scheint aus den Versuchen von Weber (1898, p. 165) hervorzugehen. An diesen Punkt werden wir in der physiologischen Bearbeitung des Problems anzuknüpfen haben.

Wir fassen zusammen: Die auf dem Sphagnetum gegenüber dem Mineralboden angetroffenen Veränderungen im Blattbau der sommergrünen Ericaceen bewegen sich durchaus im Rahmen einer Variationskurve, die wir aus derartigen Veränderungen auf mineralischem Boden allein schon als Funktion verschiedener Beleuchtungsverhältnisse, wie es scheint, regelmäßig konstruieren könnten. Betrachte ich diese »xeromorph« erscheinenden Eigentümlichkeiten der untersuchten Sonnenblätter nun aber von einer anderen Seite, etwa indem ich sie ins Verhältnis setze: einmal zu den Blattstrukturen anderer, zweifellos nicht xeromorpher Pflanzen, und dann zu denen typischer einwandfreier Xerophyten, dann streifen sie die ihnen beim Vergleich mit den arteigenen Schattenblättern für meinen Begriff sowieso nur lose anhaftende Xeromorphie ziemlich ab.

Aus alledem muß gefolgert werden, daß die Unterschiede, die wir wenigstens für das sekundäre Hochmoor als auf edaphischen oder atmosphärischen und vielleicht im Sinne Schimpers wirkenden Faktoren mitberuhend erkannt haben, nicht dazu berechtigen, die Hochmoore bewohnenden sommergrünen Ericaceen für Xerophyten zu erklären und daraus »physiologische Trockenheit« der Hochmoore abzuleiten.

Damit ist aber die zu Beginn unserer vergleichenden Betrachtungen aufgestellte Frage beantwortet: Die immergrünen Ericaceen haben sich für die Erörterung der Xeromorphie der Hochmoorpflanzen und ihrer Erklärung aus im Substrat wirkenden Faktoren als gänzlich ungeeignet erwiesen; d. h. sie geben hierüber keinerlei Aufschluß. Nach ihnen lag die Frage noch offen für die sommergrünen Formen auf Hochmooren, an

deren relativ großen Transpirationsflächen sich ja der Einfluß jener hypothetischen Faktoren doch wohl hätte zeigen müssen.

Die vergleichende Untersuchung hat ergeben, daß der Hochmoorboden bei den beiden sommergrünen Ericaceen keine morphologischen Abänderungen hervorgerufen hat, die auch nur als Vorstufen in der langen Entstehungsgeschichte einer ausgesprochenen Xeromorphie hätten aufgefaßt werden müssen. Daraus folgt nun zwar nach den Gesetzen der Logik noch nicht, daß in ihm keine entsprechenden, im Sinne Schimpers wirksamen Faktoren tätig sind, und ihre Anwesenheit bzw. physiologische Wirkung wird ja zunächst auch nicht abgestritten. Aber es folgt daraus, wie mir scheint, die Haltlosigkeit der herrschenden Vorstellung, die xeromorphen Torfericaceen zwängen zu einer derartigen Annahme. Nach den bisherigen Ausführungen können sie als Voraussetzung der »physiologischen Trockenheit« vor der Kritik nicht bestehen.

C. Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen nach Ausschluß der Torf-Ericaceen.

I. Theoretisches.

1. Kritik der xerophytischen Merkmale im allgemeinen und ihrer Verwendbarkeit zu einer ökologischen Anatomie der Hochmoorpflanzen im besonderen.

Bei einem Vergleich hängt nach den Merkmalen, auf die er sich erstreckt, das Ergebnis noch wesentlich ab von den Mitteln, mit denen man ihn durchführt, oder besser gesagt, von dem Maßstab, den man an die zu prüfenden Objekte anlegt. Soll die Prüfung ergeben, ob ein pflanzlicher Organismus xeromorph ist oder hygromorph, so ist von ausschlaggebender Bedeutung ein sicheres Kriterium der Xeromorphie oder besser eine ganze Gruppe von Kriterien. Die außerordentliche Bedeutung dieser Kriterien erhellt ohne weiteres aus der merkwürdigen Tatsache, daß beispielsweise die ökologische Gruppe

der meist succulenten Halophyten von dem einen Forscher als xeromorph, von dem anderen als nicht xeromorph angesprochen wird, je nachdem gewisse morphologische Eigentümlichkeiten als Kriterien der Xeromorphie betrachtet werden (z. B. zylindrische Transpirationsorgane, Schimper, 1897, p. 99, Warming, 1902, p. 309, Neger, 1913, p. 355) oder auf Grund physiologischer Versuche als solche verworfen werden (Delf, 1911, Kamerling, 1914).

Da mich, wie ich gleich hier bemerke, die vergleichende Untersuchung der wenigen, in primären Hochmoorsphagneten nach Ausschluß der Ericaceen angetroffenen Pflanzen zu Ergebnissen führte, die den Ansichten der herrschenden Lehrmeinung in manchen Punkten diametral entgegenstehen, so entstand die Frage für mich nachzuprüfen, ob die entgegengesetzten Anschauungen vielleicht auch hier auf der Verschiedenartigkeit der Kriterien beruhen. Dabei ergab sich sehr bald, daß, abgesehen von der bereits zu Beginn unserer Studien gekennzeichneten, willkürlichen Auswahl der Vergleichsobjekte, tatsächlich von verschiedenen Seiten mehrere keineswegs einwandfreie Kriterien der Xeromorphie bzw. einer gehemmten Wasserversorgung, wie es scheint ohne die nötige Kritik, in Anwendung gebracht wurden. Eine eingehende Prüfung der Xeromorphie-Probleme überhaupt, mit besonderer Berücksichtigung der auf Moorpflanzen angewendeten anatomischen Merkmale, konnte somit für unsere Fragestellung nur förderlich sein; sie versprach von vornherein eine bessere Übersicht über die Verwertbarkeit gewisser Indizien der Wasserversorgung zu bieten und damit die Schaffung eines festeren Bodens auf dem gefährlichen Schwingrasen der Moorökologie.

Naturgemäß verkleinerte sich hierbei die Zahl der gewöhnlich angewendeten Kriterien. Sollte sich aber ein nicht benütztes, weil m. E. nicht einwandfreies Merkmal, wie z. B. die Ausbildung des Palisadengewebes, bei genaueren und umfassenderen Untersuchungen als eine »im Dienste« der Transpiration stehende Struktur erweisen und auf die Stufe eines sicheren Kriteriums der Wasserökonomie gestellt werden können, so scheint mir der Fehler und die Gefahr der Beschränkung auf wenige, aber wohl begründete Indizien der

Wasserversorgung sehr gering zu wiegen. Dies um so mehr, als ja in einem solchen Fall die Xeromorphie sich kaum auf die Ausbildung des Palisadengewebes allein beschränkt haben dürfte, sondern zum mindesten die Epidermis als das der Transpiration am meisten ausgesetzte Gewebe erkennbar mitbeeinflußt sein würde. Dies hätte aber dann, wie auch jede andere xeromorphe Modifikation, mit unseren Mitteln leicht erkannt werden müssen.

Es ist vorauszuschicken, daß bei dem Vergleich nur auf folgende Merkmale geachtet wurde:

1. Verdickung und Cutinisierung der Epidermisaußenwände
2. Lage, Anzahl und Ausbildung der Stomata
3. Bau und Cuticularverhältnisse der Atemhöhle
4. Ausbildung des Interzellularsystems im Mesophyll
5. Einrollung und Faltung der Blätter
6. Vorkommen von Wasserspalten und Apikalöffnungen.

Mehreren anderen strukturellen Eigentümlichkeiten, denen als Merkmale xerophytischer bzw. hygrophytischer Ausbildung der Blätter in Einzeluntersuchungen wie auch in zusammenfassenden Darstellungen, wie mir scheint über Gebühr, Wert beigelegt wird, habe ich keine Aufmerksamkeit geschenkt, da sie, wie oben erwähnt, noch außerordentlich unsicher sind und teilweise, wie z. B. die mehr oder weniger charakteristische Ausbildung des Palisadengewebes, von den verschiedenen Forschern in ganz verschiedene Beziehung zur Wasserökonomie gebracht werden (vgl. die Erörterungen von Altenkirch, 1894, p. 377ff. über die Beziehungen d. Palisadengewebes zu Assimilation und Transpiration). Die Ausscheidung ätherischer Öle kommt, obwohl sie von Schlenker (1908, p. 157) bei der Besprechung der Ökologie der Moorpflanzen herangezogen wird, für die Pflanzen des Sphagnetums nur bei Ledum palustre in Betracht, wo sie von Potonié (1912, p. 48) als die Transpiration herabsetzend betont wird. Doch hat sie die ihr von verschiedenen Seiten, z. B. von Volkens (1887, p. 46) und Warming (1896, p. 195) zugeschriebene Bedeutung als Mittel zur Herabsetzung der Transpiration durch die experimentelle Untersuchung Dettos (1903) eingebüßt. Die gleichfalls von Potonié (1912, p. 49) angeführten roten Farben (Anthocyan) in Blättern von Hochmoorpflanzen sind erstens nur auf einige Carnivoren und in Höhen-Hochmooren außerdem noch auf Melampyrum paludosum beschränkt, sodann aber ist ihre ökologische Bedeutung (Lichtschutz, Kälteschutz?) durchaus nicht erkannt.

Inwieweit der von Warming (1896, p. 190) als möglicherweise transpirationshemmend wirksame Gerbstoff der Kritik standhält, läßt sich nicht übersehen. Rein physikalisch ist aber daran zu erinnern, daß eine durch ihn bedingte Herabsetzung der Transpiration nach Maßgabe der Dampfdrucker-

niedrigung, wie sie auch von Fitting (1911, p. 260) für die im Zellsaft gelösten Salze als wirksam angenommen wird, nach den theoretischen Erörterungen Renners (1915b, p. 640) gerade in feuchter Luft einen beträchtlichen Betrag erreicht, wo der Wasserverlust der Pflanzen sowieso nur gering ist, während die Wirkung konzentrierter Zellsäfte in trockener Luft „nicht sehr ausgiebig" ist. Allerdings bleibt mit der wenn auch „nicht sehr ausgiebigen" Wirkung diese selbst und damit die Annahme Fittings zu Recht bestehen, zumal, da ja Fitting ausdrücklich die innere, also in der feuchten Atmosphäre der Interzellularen stattfindende Transpiration durch hohe Zellsaftkonzentration herabgedrückt sein läßt.

Die von Neger (1913, p. 156) als keinem Zweifel unterliegend behauptete Einschränkung der Wasserabgabe durch den in der Epidermis vieler Pflanzen vorkommenden Schleim, der auch von Potonié (1912, p. 38) bei Empetrum nigrum betont wird, zieht Renners scharfe Kritik auf sich (1915b, p. 646), die damit anhebt, daß kolloidale Lösungen ihr Wasser zwar entsprechend ihrem übrigens wenig erniedrigten Dampfdruck abgeben, „aber der Schleim liegt ja nicht an der Oberfläche, sondern im Innern der Zelle, und kann in dem komplizierten System der bewurzelten Pflanze ganz andere Wirkungen haben als in einer Glasschale". Zudem muß mit Renner betont werden, daß der Nachweis einer geringen physiologischen Wirksamkeit den Kern des betreffenden ökologischen Problems noch gar nicht trifft, denn „für die Ökologie ist das Ausmaß der Wirkung ausschlaggebend, in unserm Fall der Umstand, ob die Wasserersparnis eine praktisch ins Gewicht fallende Größe erreicht. Darüber wissen wir gar nichts, wir können nicht einmal annähernd schätzen und deshalb müssen wir uns zu dem Geständnis bequemen, daß die ökologische Bedeutung der Schleimbildung noch unbekannt ist" (Renner, 1915b, p. 647). Die bei Empetrum nigrum in der Epidermis anzutreffende Schleimeinlagerung, welche in Wirklichkeit eine Verschleimung der inneren tangentialen Wand darstellt (Radlkofer, 1875, p. 100), kann also — ganz abgesehen von der Winterbeständigkeit der Pflanze — nichts besagen. Ebenso ist der Schleim zu bewerten bei Nilsson (1898, p. 10), wo er neben anderen Merkmalen als Indizium erschwerter Wasseraufnahme in einer ökologischen Anatomie der schwedischen Sumpfpflanzen benützt wird.

Die von uns nach reiflicher Überlegung beibehaltenen strukturellen Merkmale, die eine vergleichende Betrachtung des in Frage stehenden Problems erlauben, scheinen mir nach einigen gleich vorzunehmenden Zusätzen und Einschränkungen einer Kritik standzuhalten; jedenfalls war ich bemüht, mir über jeden Punkt Rechenschaft zu geben, bevor ich ihn als Kriterium aufnahm.

Insbesondere Punkt 1 und 2 sind durch eine Unzahl anatomische, neuerdings auch durch exakte physiologische Untersuchungen (besonders Renner, 1910) so erschöpfend behandelt worden, daß sie wohl als einwandfreie Merk-

male der Xeromorphie gelten dürfen. In bezug auf die Anzahl der Stomata sei nur an die alten Arbeiten von Weiss (1865), Czech (1869), Zingeler (1873), Volkens (1884) und Tschirch (1881a) erinnert, aus welchen ihre Abhängigkeit vom Feuchtigkeitsgehalt des Bodens und der Luft und damit von der Transpiration deutlich hervorgeht.

Hier habe ich hervorzuheben, daß die auf Kobaltpapier-Versuche von Stahl (1894, p. 123) zurückgehende Ansicht, die Sumpfpflanzen könnten ihre Stomata nicht schließen, leicht als falsch zu erweisen ist; ich konnte geschlossene Spalten an mehreren von Stahl angeführten Pflanzen, z. B. an Menyanthes trifoliata, mikroskopisch nachweisen. Der exakte physiologische Nachweis der Regulierfähigkeit der Spaltöffnungen bei sämtlichen von Stahl genannten Sumpfpflanzen ist neuerdings von Linsbauer (1916) geführt worden, und zwar unabhängig von Nilsson, der schon 1914 zu demselben Resultat gelangt war.

Von welcher Bedeutung die Struktur der Spaltöffnungen, insbesondere die Einsenkung der Schließzellen und Bildung eines windstillen Raumes für die Transpiration sein muß, hat Renner (1910) mit physikalischen Experimenten, allerdings an Modellen großen Maßstabes, und Berechnungen zwingend auseinandergesetzt. Ebenso darf nach den Untersuchungen von Stahl (1883) angenommen werden, daß die Reduktion des Interzellularsystems im Mesophyll infolge der damit erreichten Verkleinerung der inneren transpirierenden Oberfläche eine Herabsetzung der stomatären Transpiration zufolge hat.

Über den Wert der Einrollung und Faltung der Blätter als Mittel zur Einschränkung der Verdunstung liegen zwar, soweit mir bekannt, exakte Versuche nicht vor, aber durch die Tatsache, daß bei der einzigen[1] mit dieser Fähigkeit begabten Pflanze, welche auf dem primären Hochmoor gelegentlich vorkommt, Nardus stricta, die Stomata auf der Oberseite und zwar in den Böschungen bei den Gelenkzellen liegen, ist die Frage bereits entschieden; denn es werden dadurch bei der Faltung der beiden Blatthälften nach oben die von Renner (1910) behandelten windstillen Räume geschaffen, deren physiologische Wirkung sich nach den gleichen physikalischen Gesetzen der Dampfspannung und Diffusionsgeschwindigkeit bemißt, die bei den Vorhöfen der Stomata oder tiefen Atemhöhlen zur Geltung kommen.

Eine andere Gruppe von Merkmalen umfaßt die verschiedenartigen Erscheinungen, die unter der Rubrik »Reduktion

[1]) Die ihrem anatomischen Bau nach infolge eines median gelegenen Gelenkzellenstreifens, wie man meinen sollte, sehr wohl zur Faltung befähigten schmalen und rinnigen Blätter von Eriophorum polystachium können sich nicht so vollkommen einfalten, wie Nardus stricta. Übrigens hätte dies hier ökologisch keine große Bedeutung, da ihre Stomata alle auf der Unterseite liegen!

der transpirierenden Oberfläche« zusammengefaßt werden. Wenngleich es natürlich keinem Zweifel unterliegen kann, daß bei gleicher Anzahl und Ausbildung der Stomata wie auch der übrigen die Transpiration beeinflussenden Strukturen eine größere Blattfläche in der gleichen Zeit — ceteris paribus — mehr Wasser verliert als eine kleinere, so liegen die ökologischen Verhältnisse doch keineswegs so einfach, wie man vielfach anzunehmen scheint (vgl. Warming, 1896, p. 175). Denn das Wesentliche ist doch dabei, ob die betreffende Pflanze bei ihrer Wasserversorgung mit der verkleinerten Oberfläche wirklich eine ins Gewicht fallende und erst insofern ökologisch bedeutsame Wasserersparnis erreicht. Diese hängt aber noch von verschiedenen anderen Faktoren ab.

Renner hat das Verdienst, mit scharfer Kritik für eine experimentelle Behandlung dieser ökologischen Fragen eingetreten zu sein und wiederholt auf die Unzulänglichkeit der üblichen rein spekulativen Betrachtungsweise in der Ökologie mit Nachdruck hingewiesen zu haben. Er macht neuerdings (1915a, p. 669) darauf aufmerksam, daß sich ein Gewinn für die Wasserökonomie durch die Verkleinerung der Oberfläche nur dann ergäbe, »wenn das Wurzelsystem verhältnismäßig ansehnlich bleibt; darüber ist aber noch wenig Genaues bekannt«. Wir haben bei diesem Hinweis einen Augenblick zu verweilen. Natürlich könnte von einem Gewinn nicht gesprochen werden, wenn mit der Reduktion der transpirierenden Fläche eine solche der absorbierenden Wurzelfläche derart Hand in Hand geht, daß das Verhältnis von abgegebenem zu aufgenommenem Wasser nicht verändert wird. Renner scheint also zu glauben, daß die Reduktion der Blattgröße in den Fällen, wo sich ein unverändertes Wurzelsystem, also eine relativ ansehnliche wasseraufnehmende Oberfläche nachweisen ließe, ruhig ein xeromorphes Merkmal genannt werden dürfe, und damit ein Kriterium für irgendwie gestörte Wasserversorgung. Dem wäre aber folgendes entgegenzuhalten. Rein theoretisch sind Fälle denkbar, wobei Pflanzen, deren Wurzelsystem durch schädigende Faktoren stark, qualitativ und quantitativ, reduziert und verändert ist, offenbar einer hieraus entstehenden wasserökonomischen Notlage entsprechend kleinere Blätter aus-

bilden. Es könnte also darin sehr wohl eine xeromorphe Anpassung gelegen sein. Wichtiger scheint mir jedoch ein Einwand, welcher der Natur selbst entnommen ist. Es ist nämlich gar nicht gesagt, daß ein quantitativ reduziertes Wurzelsystem einen gegebenen Transpirationsverlust im Verhältnis zu einem ansehnlicheren Wurzelsystem nicht nahezu gleich gut und gleich rasch zu decken vermöchte, daß also umgekehrt nur bei ansehnlich gebliebenem die Verkleinerung der Blattfläche eine Xeromorphie darstelle, insofern nur in diesem Falle der Verlust durch eine größere Aufnahme gedeckt und mithin eine Besserung der Bilanz geschaffen sei. Dem widerspricht doch die Tatsache, daß auf dauernd nassem Boden das Wurzelsystem und damit die wasseraufnehmende Oberfläche — selbst sehr stark transpirierender Hygrophyten! — im allgemeinen sehr viel kleiner ist als auf trockenem Boden (vgl. Freidenfelt, 1902), den die Pflanzen zur Ausnutzung des geringen Wassergehaltes mit einer möglichst großen und weit ausgedehnten absorbierenden Oberfläche durchdringen. Gerade auf nassem Boden scheint durchaus keine direkte Proportionalität zu bestehen zwischen der Menge des von der Wurzel gelieferten Wassers und der Größe der aufnehmenden Oberfläche; es vermag offenbar auf solchem Substrat ein relativ kleines Wurzelsystem eine ganz beträchtliche transpirierende Blatt- und Stengeloberfläche mit Wasser zu versorgen. Hier ist zu erinnern an das Verhalten einiger im Hypnetum der Flachmoore oder im Sphagnetum der Hochmoore lebender Hygrophyten mit außerordentlich reduziertem Wurzelsystem, wie Liparis Loeselii, Drosera rotundifolia und Pinguicula vulgaris, bei denen allein aus der Blattanatomie schon auf beträchtliche Transpiration geschlossen werden darf; bei Drosera haben übrigens vergleichende Transpirationsmessungen von Schmid (1912, p. 11) ergeben, daß diese Insektivore, deren Sekrettropfen zwar nur sehr wenig Wasser abgeben, trotzdem selbst gegenüber Impatiens amphorata, einer Pflanze »mit anerkannt schneller Wasserdurchströmung«, noch eine starke Wasserabgabe besitzt.

Wir haben uns nun mit einer Erscheinung eingehend auseinanderzusetzen, die dazu zwingt, ganz allgemein die Verkleinerung der Blattfläche auf dem Hochmoor als Kriterium

gestörter Wasserversorgung zu verwerfen. Man kann nämlich auf Hochmooren die Beobachtung machen, daß gerade die Blätter eutropher Gewächse, die auf dem Flachmoor oder Mineralboden üppig gedeihen, im eben gelegenen Sphagnetum beträchtlich kleiner sind. Diese Erscheinung beobachtete ich regelmäßig und sehr deutlich in den verschiedensten Moorgegenden an Menyanthes trifoliata, in geringerem Maße an Comarum palustre und Parnassia palustris. Zunächst scheint einem oberflächlichen Beobachter hieraus hervorzugehen, daß die betreffenden Pflanzen an gestörter Wasserversorgung leiden; da weiter der störende Faktor nicht wohl in der Atmosphäre zu suchen ist, bleibt nur ein edaphischer übrig. Es liegen also zwingende Gründe vor zur Annahme einer »physiologischen Trockenheit« des Hochmoorbodens.

Eine derartige Argumentation, die man als Beispiel einer kritiklosen ökologischen Betrachtungsweise hinstellen könnte, muß notwendig auf Abwege geraten, die bei tieferer Analyse sofort offenbar werden. Schon die weitere Beobachtung, daß oligotrophe Gewächse, wie z. B. Rumex acetosella, Melampyrum pratense, Viola palustris, Vaccinium myrtillus und uliginosum auf demselben Substrat keine derartige Verkleinerung der transpirierenden Flächen gegenüber dem Mineralboden aufweisen, macht es wahrscheinlich, daß bei den genannten eutrophen Pflanzen in der geringeren Größe der Blätter nicht eine Anpassung an erschwerte Wasseraufnahme, sondern eine direkte Folge der Nährsalzarmut des Bodens, mithin eine nanistische Hungererscheinung vorliegt, zu der auch von anderen Böden und Verhältnissen Beispiele und Analogien genug angeführt werden könnten. Es lohnt sich aber hier, als an einem klassischen Fall, einmal etwas näher darauf einzugehen, wie vergleichende Beobachtungen und kritische Erwägungen in Verbindung mit erlaubten Analogieschlüssen jedenfalls besser imstande sind, vorläufig dem Experiment unzugängliche ökologische Fragen einer befriedigenden Lösung entgegenzuführen, als die vorhin gekennzeichneten, leider in der ökologischen Forschung noch immer beliebten Deduktionen. Zugleich glaube ich im folgenden den zwingenden Beweis dafür zu erbringen, daß jene Reduktion der Blattgröße eutropher Flachmoorpflanzen

auf Hochmooren von der reinen Wasserökonomie gänzlich unabhängig und nur als Folge von Unterernährung zu verstehen ist.

Die entscheidenden Beobachtungen wurden an der im Hochmoor sehr auffälligen, weil vorwiegend aus Flach- und Zwischenmoorelementen gebildeten Flora der „Rillen" gemacht, jener eigenartigen, langsam über die Hochfläche dahinrieselnden und in das Randgehänge stark gewölbter Hochmoore mehr oder minder tief einschneidenden Bäche mit ihren flachen Talböschungen. Es ist gar nicht selten, daß am Rande solcher Rillen sogar Phragmites oder Typha sich erheben, während Flachmoorcarices sich im Schlamm ansiedeln, begleitet von Sparganium racemosum und anderen eutrophen Sumpfpflanzen (vgl. C. A. Weber, 1902, p. 79ff.).

Es ist zwar an sich klar, daß nur eine erhöhte Nährsalzzufuhr die Ansiedelung solcher anspruchsvoller Gewächse ermöglicht; indessen ist es durchaus nicht nötig, daß eine solche zugleich den Gehalt an gelösten sauren oder sonst giftig angenommenen Humussubstanzen verringern oder gar deren von der herrschenden Theorie behauptete physiologische Wirkung beseitigen muß.

Nur in einigen Fällen ist das so; diese gehören aber offenbar zu den seltenen. Einmal nämlich, wenn die Rille von einer Quelle gespeist wird, die dem kalkreichen Untergrund des Moores entspringt und deren nährsalzreiches, insbesondere kalkreiches Wasser sich einen Weg durch die Torfschichten zur Oberfläche bahnt. Zweitens schneiden manche Rillen am Rande der Hochmoore — besonders bei Gehängemooren schon vorher — infolge stärkerer Erosion oft so tief in den Torf ein, daß der mineralische Untergrund, oder bei solchen Hochmooren, die sich in der natürlichen Entwicklungsfolge auf ausgewachsenen, verdichteten Flachmooren aufgebaut haben, deren kalkreiche Torfmasse bloßgelegt ist. Hier belädt sich das seiner Herkunft nach — es stellt den Ablauf der Blänken dar — nährsalzarme und saure Hochmoorwasser so weit mit Nährsalzen, insbesondere mit Kalk, daß es im Unterlauf der Rille, gleich wie im ersten Fall, jetzt infolge der Neutralisation, sehr arm an Humussäuren oder ganz davon frei, einen reinen Flachmoorbestand ernähren kann.

Bis hierher ist die Sache mit der landläufigen Vorstellung gut vereinbar: die nicht xeromorphen, ja sogar hygromorphen Flachmoorpflanzen der Rillen können deshalb ihre breiten Transpirationsflächen inmitten der xeromorphen Hochmoorflora so ungeschützt den Winden preisgeben, weil ihre Wurzeln in der Wasseraufnahme durch keine Humussäuren gehemmt werden und den Transpirationsverlust uneingeschränkt decken können. Ganz im Stich läßt uns aber diese Hypothese bei der Flora

derjenigen Rillen, die weder durch tiefen Einschnitt in die Torflagen des Randgehänges oder bis zur kalkreichen, in Norddeutschland häufig das Liegende bildenden Grundmoräne, noch auch durch eine Quelle vom mineralischen Untergrund Nährsalze bekommen und deren Wasser ebenso sauer ist wie das des umgebenden Sphagnetums.

Solche Rillen habe ich an einigen Stellen auf den großen Gehängemooren im Hohen Venn, z. B. nördlich der Baraque Michel, und im Schwarzwald in allerdings wenig typischer Ausbildung und nur geringer Länge auf dem Hochmoor der Hornisgrinde, auf dem Wolfbauernmoor bei Triberg und auf dem kleinen Hochmoor Weiherle auf der Endmoräne des ehemaligen Bernauer Alp-Gletschers zwischen Bernau und St. Blasien kennen gelernt. Auf den gewaltigen Seeklima-Hochmooren Nordostdeutschlands scheinen sie häufiger zu sein (vgl. Weber, 1902, p. 105ff. und Groß, 1912, p. 257). Sie haben ihren Ursprung auf der zentralen Hochfläche entweder unvermittelt in einer meist durch Schwingrasen verdeckten Quelle oder in einem jener stimmungsvollen kleinen Seen oder Blänken und führen das im Hochmoor gestaute, nach Sättigung des Torfes überschüssige atmosphärische Wasser über die leicht abfallende Fläche hin und das Randgehänge hinab, durch eine verschieden mächtige Torfschicht vom mineralischen Untergrund oder den kalkreichen Flachmoorschichten getrennt und diese erst am äußersten Rand erreichend. C. A. Weber hat in seinem grundlegenden Werk (1902) den formationsbiologischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen der Rillen — bei ihm Rüllen — seine besondere Aufmerksamkeit gewidmet und ist dabei zu Ergebnissen gelangt, die für unser Problem, insbesondere den zuletzt erörterten Gesichtspunkt, ganz außerordentliches Interesse besitzen. Wir sehen uns daher genötigt, hierbei etwas länger zu verweilen.

Weber brachte auf Grund vergleichender Beobachtungen in Verbindung mit quantitativen chemischen Analysen heraus, daß die „Schießgirrener Rille" des Augstumalmoores, eines damals noch auf kilometerweite Strecken hin primären Hochmoores, einer Quelle des kalkreichen Untergrundes entstammt, desgleichen das Wasser der „Osterrille", wenigstens teilweise, wie wegen ihres für Meteorwasser ziemlich hohen Kalkgehaltes angenommen werden muß. Bei der „Westerrille", der „Lapallener Rille" und der formationsbiologisch am besten untersuchten „Rugullener Rille" hingegen ergab sich, daß ihr Wasser nur insofern tellurisch zu nennen ist, als es den obersten Sphagnumtorflagen entstammt; d. h. es ist überschüssiges, auf dem gesättigten Sphagnumtorfschlamm aufgestautes, braunes, saures Hochmoorwasser, welches Kalk in so starker Verdünnung enthält, daß an eine Herkunft aus dem Untergrund des Moores nicht gedacht werden kann. Um so mehr muß die ungewöhnliche, stark mit Flachmoorelementen vermischte Vegetation dieser zuletzt genannten Rillen in Erstaunen setzen, ganz besonders aber das völlig normale Aussehen der Flachmoorpflanzen (vgl. auch die ein Analogon zu unseren Rillen darstellenden Bäche,

welche nach Keilhack (1915, p. 16) auf dem Gehänge-Hochmoor von Nurelia auf Ceylon eine ausgesprochene Flachmoorflora bedingen).

Hier schließen sich die auf den Höhen-Hochmooren der Mittelgebirge bis ins tiefe Sphagnetum vordringenden Pflanzen an, die ich besonders im Schwarzwald weit verbreitet fand. Menyanthes trifoliata, Comarum palustre und Parnassia palustris weisen dort ganz normalen Bau auf; von einer Reduktion ihrer Transpirationsflächen ist wenig oder nichts zu bemerken. Schon bei der Kritik der Ericaceen wurde die Ansicht ausgesprochen, daß die größeren Ansprüche an Nährsalze bei jenen eutrophen Pflanzen durch die auf der geneigten Fläche größere Wasserbewegung im Torf befriedigt werden. Damit wird der springende Punkt berührt. Es wurde oben die Beobachtung mitgeteilt, daß eutrophe Flachmoorgewächse im tiefen Sphagnetum eben gelegener Hochmoore regelmäßig kleinere Blätter entwickeln. Der im Dogma der »physiologischen Trockenheit« der Hochmoore befangene Ökologe wird darin ein Kriterium gehemmter Wasseraufnahme erblicken (vgl. auch Potonié 1912, p. 43). Dagegen spricht der im ganzen Habitus kümmerliche Charakter — bei Typha fällt außerdem der geringe oder völlig fehlende Fruchtansatz auf — für eine Hungererscheinung.

Daß es sich tatsächlich um eine direkte Einwirkung der Nährsalzarmut des Bodens handelt, erhellt aus den Beständen derjenigen Rillen, die eine Flachmoorvegetation normaler Individuen durch reichliche, stets neue Zufuhr des, wie besonders betont werden muß, nährsalzarmen, sauren Hochmoorwassers ermöglichen. Die Typha-, Sparganium-, Menyanthes- und Comarumpflanzen besitzen an der »Rubullener« und »Lapallener« Rille des Augstumalmoores ganz normalen Bau — Weber erwähnt noch besonders (1902, p. 102): »Große, dichte reichfruchtende Horden überaus üppig gewachsener Typha latifolia« — und wachsen doch auf einem Substrat, das gleich dem Wasser des Rillenbaches dieselbe chemische Zusammensetzung d. h. die gleiche Armut an Nährstoffen aufweist und ebenso sauer reagiert wie der gewöhnliche Hochmoorboden in unmittelbarer Nachbarschaft der Rillen, der solche Pflanzen gar nicht oder höchstens in Zwergindividuen aufkommen läßt.

Hier haben wir den sehr interessanten Fall, wobei die Erhöhung der Nährsalzzufuhr nicht zugleich die Verminderung der angeblich die Wasseraufnahme hemmenden Faktoren bedingt oder gar deren behauptete Wirkung aufhebt. Nur die ständige Zufuhr neuen Wassers, das eben immer neue Nährstoffe, wenn auch noch so wenig, mitführt, ermöglicht eine eutrophe Vegetation. Dabei ist aber zu beachten, daß mit den stark verdünnten Salzen natürlich auch immer wieder neue saure oder sonst für giftig behauptete Humussubstanzen die Wurzeln umspülen. Das physiologisch und somit ökologisch Entscheidende ist, daß infolge der Herkunft des Wassers sich das Mengenverhältnis der beiden so bedeutsamen Bestandteile nicht ändert.

Wenn die herrschende Anschauung Recht hätte, dann wäre nicht einzusehen, warum ein und dasselbe Bodenwasser vermöge der darin gelösten sauren oder giftigen oder stark wasserzurückhaltenden Humussubstanzen das eine Mal die Wasseraufnahme jener hygromorphen Flachmoorpflanzen hemmen und sie zur Einschränkung der Transpiration zwingen sollte, das andere Mal aber nicht. Vielmehr scheint mir aus den von Weber berichteten Beobachtungen in Verbindung mit den eigenen die Schlußfolgerung zwingend zu sein, daß der kümmerliche Wuchs und die geringe Blattgröße bei Flachmoorpflanzen im tiefen Sphagnetum ebengelegener Hochmoore eine Hungererscheinung ist; sie kann nicht durch den hemmenden Einfluß der Humussäuren oder Sumpftoxine oder starker Wasserkapazität des Bodens auf die Wasseraufnahme und zweckmäßige Reaktion der Pflanze hierauf erklärt werden. Der Erscheinung ist sonach jeder Charakter eines Kriteriums gehemmter Wasserversorgung auch dann abzusprechen, wenn die von Renner betonte gleichzeitige Reduktion des Wurzelsystems nicht vorliegt. Eine ansehnliche wasseraufnehmende Oberfläche würde sogar in Analogie der auf sehr nährsalzarmem Mineralboden nach Nahrung suchenden Wurzeln durchaus verständlich sein; sie dürfte aber in wassergetränktem Sphagnumtorfboden kaum vorkommen. Doch stehen mir hierüber bei den betreffenden Pflanzen nicht genügend Beobachtungen zu Gebote, da ich auf diesen Punkt

leider zu spät aufmerksam wurde. Diese Frage ist ja auch hier nicht unmittelbar von Bedeutung, da, wie gesagt, die Verkleinerung der Blätter unter allen Umständen ihren Charakter als Merkmal xerophytischer Anpassung auf dem Hochmoor verliert.

Als interessante Analogien aus der mikroskopischen Pflanzenwelt des nährsalzarmen, humussauren Hochmoorwassers sind die Beobachtungen Schlenkers (1908) an einzelligen Algen anzuführen, die neuerdings durch eine umfassende formationsbiologische Arbeit von Steinecke (1916) bestätigt und auch bei anderen Hochmooralgen nachgewiesen worden sind. Schlenker fand, daß verschiedene Desmidiaceen der Gattungen Spirotaenia, Penium und Pleurotaenium im Hochmoor bedeutend kleiner sind als im Flachmoor oder auf mineralischem Boden. Er bezeichnete sie als „Moorformen" und erklärte sie als nanistische Erscheinungen infolge des geringen Nährsalzgehaltes des Hochmoorwassers. Auf der gleichen Ursache beruht es nach Steinecke (l. c., p. 84), daß die Cyanophycee Stigonema ihre schöne blaugrüne Farbe in den Hochmoorblänken mit einer rein gelben vertauscht. Da von verschiedenen Seiten (Schindler, 1913, Pringsheim, 1913) nachgewiesen wurde, daß Cyanophyceen in Hungerkulturen besonders bei Mangel an Nitraten, an denen das Hochmoor ja bekanntlich sehr arm ist, rein gelb werden, so darf wohl mit Steinecke auch das Verhalten von Stigonema als Hungererscheinung gedeutet werden, desgleichen — nach eigenen Beobachtungen — die Verfärbungen der Hochmoorfloridee Batrachospermum vagum, deren Abhängigkeit vom Licht leicht erkannt werden kann. Daß aber auch hier die Nährsalze, insbesondere die Nitrate an der Verfärbung beteiligt sind, konnte ich im Herbst 1913 durch vergleichende Versuche im Anschluß an Schindler wahrscheinlich machen.

Es durfte im Anschluß an die Kritik der Verwertung einer Reduktion der transpirierenden Oberfläche als xerophytisches Merkmal den von niederen Hochmoororganismen berichteten Verhältnissen mit um so größerem Recht einige Aufmerksamkeit geschenkt werden, als wir in ihnen den bei höheren Pflanzen am selben Standort beobachteten durchaus analoge Erscheinungen erblicken müssen. Jedenfalls glaube ich nun genügend dargetan zu haben, daß der Nährsalzmangel auf dem Hochmoor bei niederen und höheren Pflanzen tiefgreifende Veränderungen in der Organisation hervorrufen kann. Es unterliegt sonach kaum mehr einem Zweifel, daß eine Verkleinerung der ganzen Gestalt wie der einzelnen Organe, welche von Potonié (1912, p. 43 ff.) als ein Merkmal der Xeromorphie auf Hochmooren angeführt und von dem Moorforscher Ganong (1903, p. 440) geradezu als das Wesen der Xeromorphie bezeichnet

wird, sich bei den auf Hochmooren wachsenden eutrophen Pflanzen in eine von der reinen Wasserökonomie unabhängige, daher auch niemals als Kriterium gestörter Wasserversorgung zu verwertende Folge einer gestörten Nährsalzversorgung auflöst. Um aber die große Gefahr deutlich erscheinen zu lassen, in die man durch vorgefaßte Meinungen gerade in der Ökologie leicht gerät, zitiere ich noch den Ausspruch Potoniés (1912, p. 47), mit dem er sich über die Schwierigkeit hinwegsetzt: »Man gewinnt zwar besonders in manchen dieser Fälle den Eindruck, daß die spärliche Nahrung die Ursache der Klein- bzw. Schmalblätterigkeit sei, aber, sei dem wie ihm wolle, sie entspricht den xerophilen Arten, mit denen die Genannten zusammen vorkommen.« Dabei denkt er offenbar an Andromeda polifolia, Ledum palustre und Vaccinium ocycoccus.

Als letztes bleibt bei der Kritik der Reduktion der Oberfläche noch zu besprechen die zylindrische Gestalt der Blätter mancher Sumpfpflanzen, in der man vielfach eine Xeromorphie erblickt (z. B. Warming, 1896, p. 175). Auffällig ist aber die Tatsache, daß derartige Transpirationsorgane nicht etwa bei den Pflanzen des angeblich physiologisch trockenen Hochmoores am weitesten verbreitet sind, wenngleich sie dort nicht fehlen (Scirpus caespitosus, Eriophorum vaginatum und alpinum, Scheuchzeria palustris); sie finden sich nämlich merkwürdigerweise am häufigsten inmitten solcher Pflanzenbestände des Flachmoores oder nassen mineralischen Bodens, deren übrige Vertreter ausgesprochene Hygrophyten sind und durch mehrere strukturelle Eigentümlichkeiten Anpassungen an ausgiebige Wasserversorgung aufweisen. Es sei hier nur an das gemeinsame Vorkommen der betreffenden Juncus- und Scirpusarten mit Calla palustris, Caltha palustris, Menyanthes trifoliata oder Hydrocotyle palustris erinnert. Dieser Befund allein macht stutzig. Zu ihm gesellt sich aber noch ein anderer, nämlich die fast ausschließliche Verbreitung der in Frage stehenden Strukturen auf den Mooren gerade innerhalb der Gattungen Juncus und Scirpus. Warum sollte ein Faktor, wie der schlechter Wasserversorgung, von dem wir wissen oder doch annehmen dürfen, daß er sonst vermöge seiner tiefgreifenden Wirkung auf den Pflanzenkörper zu den auffällig-

sten xerophytischen Konvergenzerscheinungen geführt hat, vorwiegend diese zwei Gattungen einander nahestehender Familien zur Xeromorphie gezwungen haben, während er alle anderen unter denselben Bedingungen wachsenden Pflanzen der verschiedensten Familien formativ so wenig zu beeinflussen imstande war, daß wir bei ihnen die diametral entgegengesetzten Strukturen vorfinden, welche geradezu eine Förderung der Transpiration zu bezwecken scheinen, sie aber jedenfalls auf Grund dieser Strukturen mit mechanischer Notwendigkeit tatsächlich erreichen? Möglicherweise liegen auch alte Gattungscharaktere vor, und die Strukturen wären eher phylogenetisch denn ökologisch zu erklären. Diese Fragen sind noch völlig ungeklärt.

Es erübrigt eine Rechtfertigung über die Aufnahme der Atemhöhle, sowie der Wasserspalten und Apicalöffnungen zu denjenigen morphologischen Charakteren, welche einen sicheren Rückschluß auf die Wasserversorgung gestatten. Der Bau der Atemhöhle kann je nach seiner Tiefe — Altenkirch erblickt, wie es scheint mit Recht, auf Grund vergleichender Studien in dem Volumen der Atemhöhle ein brauchbares Indizium (1894, p. 380, vgl. auch seine Tabellen auf p. 374) — und den Cutinisierungsverhältnissen der sie umgebenden Mesophyllzellen eine wirksame Herabsetzung der stomatären Transpiration bedingen. Jedoch muß diese Wirkung auch ohne die von Renner bei tiefen Atemhöhlen betonte Verzögerung des Diffusionsgefälles durch Einschaltung eines relativ langen, dampfgesättigten Raumes selbst bei ganz flach gebauten schon dann eintreten, wenn die angrenzenden, normalerweise sehr zartwandigen und nicht cutinisierten Mesophyllzellen, die dem Wasserdurchtritt keinen Widerstand entgegenstellen, stark verdickt und cutinisiert sind. Denn sie verringern damit ihre Durchlässigkeit für Wasser, wodurch notwendig eine Verzögerung der Wasserabgabe in die Atemhöhle erreicht wird. Da einerseits derartige Strukturen bei ausgesprochenen Xerophyten des Kaplandes durch Pfitzer (1869/70) und bei solchen von Australien durch Tschirch (1881a und b) entdeckt, andererseits analoge und offenbar homologe Erscheinungen

in ganz auffälliger Übereinstimmung von mir bei verschiedenen frühblühenden Moorpflanzen aufgefunden wurden, so konnte an ihrem Anpassungscharakter an gestörte Wasserbilanz nicht gezweifelt werden; ihre Verwertbarkeit als Kriterium der Wasserökonomie schien danach genügend gesichert.

Wasserspalten bezw. Hydathoden zu einem Kriterium der Wasserversorgung zu machen, könnte als ein sehr gefährliches Unterfangen erscheinen, wenn man bedenkt, daß sie in typischer Ausbildung ja nicht nur bei eigentlichen Wasser- oder Sumpfpflanzen mit offenbar reichlicher Wasserversorgung zur Ausbildung kommen, sondern auch bei solchen Pflanzen angetroffen werden, die wir ihres charakteristischen äußeren und inneren Baues wie auch ihrer trockenen Standorte wegen zweifellos für Xerophyten zu halten haben, wie z. B. bei gewissen Wüstenpflanzen (Volkens, 1887) und bei alpinen Saxifragen (Waldner, 1877, Volkens, 1883, Lazniewski, 1896)[1].

Wenn ich aber trotz dieses Einwandes, den ich mir selbst mache, dabei verharre, die bei Pflanzen des Sphagnetums angetroffenen Wasserspalten als einen Beweis für eine mindestens ungehemmte Wasserversorgung anzusehen, so bedarf es dafür einer besonderen Begründung. Sie mag von den Hydathoden der Saxifragen ihren Ausgang nehmen. Rein anatomisch scheinen sich diese Gebilde trotz geringer Unterschiede, die Waldner (1877, p. 5) allerdings für wesentlich hält, durchaus an die von verschiedenen Forschern untersuchten und in allgemeinerer Verbreiterung besonders bei Hygrophyten nachgewiesenen Organe der Wassersekretion, etwa denen bei Fuchsia, anzuschließen. Aus ihnen wird bei herabgesetzter Transpiration, also in der Nacht und bei Regenwetter, eine Flüssigkeit ausgepreßt. »Die Saxifragen benützen den periodisch ausfließenden Wasserstrom, um mit seiner Hilfe überschüssige, und lösliche

[1]) Da diese von Lazniewski ökologisch-anatomisch untersuchten und neuerdings von Hauri und Schröter (1917) im Zusammenhang der Polsterpflanzen allgemein behandelten Gewächse an ihrem natürlichen Standorte in den Alpen einen ständigen Kampf ums Wasser zu führen haben, so ist die Bemerkung Mardners (1902, p. 41), die Hydathoden seien nur für Pflanzen ganz feuchter Klimate charakteristisch, „da sie nach Haberlandt zur Ausscheidung flüssigen Wassers dienten" ganz abgesehen von ihrer im Nebensatz enthaltenen merkwürdigen Begründung durchaus irrig.

Kalksalze, die sich in den Epithemzellen der Drüsen aufspeichern, aus ihrem Organismus herauszuschaffen.« (Volkens, 1883, p. 199).

Damit stoßen wir auf den Kernpunkt. Wenn zwar mit Volkens nicht daran zu zweifeln ist, daß auch die Hydathoden der Saxifragen, selbst der extrem xeromorphen (vgl. Lazniewski, 1896) von sehr trockenen Standorten, Guttation aufweisen, d. h. eine Flüssigkeit absondern, so dürften die Folgen dieser Ausscheidung sowohl physiologisch wie ökologisch doch so von der Guttation bei Hygrophyten verschieden sein, daß man die beiden Betätigungen bei diesen und bei den Saxifragen zumal nach ihrer ökologischen Seite hin nicht ohne weiteres in einen Topf werfen darf. Wenn über die ökologische Bedeutung eines Organes, wie der Hydathode vom Blatt einer alpinen Polstersaxifrage, etwas auch nur annähernd sicheres ausgesagt werden soll, dann darf dieses Organ unmöglich isoliert betrachtet und bewertet werden. Die anatomische Gesamtbetrachtung dieses Blattes deckt aber eine Menge Einrichtungen auf, die so deutlich gleichsam darauf abzielen, so wenig Wasser wie nur möglich zu verlieren, daß es auf der anderen Seite ja geradezu widersinnig wäre, in dem Auftreten von Hydathoden, die zudem meist in Grübchen eingesenkt und von fest anhaftenden Kalkkrusten überdeckt sind, eine Einrichtung zur Förderung der Transpiration zu erblicken. Gerade die Einsenkung der Wasserspalten in teilweise tiefe Gruben — ein direktes Analogon zur Einsenkung normaler Stomata — verbunden mit der die transpirierende Fläche in vielen Fällen vollkommen zudeckenden und der Epidermis fest anhaftenden Kalkabscheidung zwingen, meine ich, dazu, in der Ausbildung und Funktion dieser Hydathoden einen Apparat zu sehen, der den übrigen anatomischen Strukturen der xeromorphen Saxifragapflanzen zum wenigsten nicht widerspricht.

Ebenso verhält es sich wohl mit den zwar anatomisch wesentlich verschiedenen, ihrer Funktion nach jedoch unmittelbar hierher gehörigen Kalkdrüsen mancher Plumbagineen und anderer Wüstenpflanzen, von deren ökologischer Bedeutung Volkens sich Rechenschaft zu geben suchte (1884, p. 399ff.).

Übrigens braucht man sich die physikalische Wirkung — und auf die kommt's doch in erster Linie an! — dieser Kalkabscheidung in ausgetrocknetem, wie auch in durch Guttation angefeuchtetem Zustande nur einmal auszudenken,

um sofort einzusehen, daß sie nur in einer Einschränkung der Transpiration bestehen kann. In welchem Maße die epidermale Verdunstung durch den in den Grübchen fest verankerten „Krustenpanzer" tatsächlich herabgesetzt ist, hat Volkens (1884, p. 340) bei einer Wüstenpflanze, Limoniastrum monopetalum, direkt zeigen können. Von zwei frischen Blättern wurde der Wasserverlust bestimmt, nachdem das eine seiner Kalkschuppen beraubt war. Blatt A besaß also seinen normalen Kalkpanzer, Blatt B war entblößt. Der Wasserverlust, ermittelt durch Wägung, betrug nun nach einer Stunde bei A 3% des Gewichtes, bei B dagegen 26%. Nach 3 Stunden war er bei A erst auf 8% gestiegen, bei B bereits auf 46%. Während Blatt A noch ganz frisch blieb, war Blatt B völlig welk.

Die angeführten Beispiele zeigen, wie ich hoffe, zur Genüge. daß aus dem Vorkommen allein oder aus der anatomischen Übereinstimmung der Hydathoden gewisser Xerophyten mit den Wasserspalten mancher Meso- oder Hygrophyten ein solcher Schluß auf die ökologische Bedeutung des fraglichen Organes unmöglich abzuleiten ist, der etwa die Anwendung dieses Organes als Kriterium ungestörter Wasserversorgung bei Hygrophyten verböte. Es kann somit die Tatsache, daß Wasserspalten über Epithemen mit angrenzenden Tracheiden und Guttation auch bei Xerophyten vorkommen, kein Hinderungsgrund sein, die Ausbildung solcher Organe an Hochmoorpflanzen, deren Blätter kaum verdickte Epidermisaußenwände, eine sehr dünne Cuticula, relativ lockeres Mesophyll und Stomata auf beiden Seiten besitzen, wie z. B. Menyanthes trifoliata und Viola palustris, als hygromorphe, d. h. die Wasserabgabe befördernde Apparate anzusehen. Sie vervollständigen gewissermaßen die durch die übrigen unzweifelhaften Charaktere bereits unverkennbar ausgedrückte Hygromorphie dieser Pflanzen.

Wesentlich kürzer können wir uns fassen bei der Besprechung der Apikalöffnungen, jener eigenartigen, mit Zellverfall verbundenen Umwandlungen der Blattspitzen monokotyler Wasser- und Sumpfgewächse zu Organen, die gleich den vorhin behandelten Hydathoden der Wasserabscheidung, in einigen Fällen wohl auch der Schleimabsonderung dienen. Sie wurden hauptsächlich durch die Arbeit von v. Minden (1899) näher bekannt, der sie in höchst interessanter Ausbildung bei einer charakteristischen und typischen Pflanze des Sphagnetums, nämlich Scheuchzeria palustris, beschreibt und abbildet, nach-

dem schon früher Buchenau (1872, p, 139) eine kleine Notiz über denselben Gegenstand veröffentlicht hat. Derartige Gewebeöffnungen sind nur bei Pflanzen mit sehr reichlicher Wasserversorgung bekannt, deren übrige Eigenschaften den Gedanken an eine Hemmung der Wasseraufnahme oder gar an eine Xeromorphie ganz unmöglich machen. Wenn man sich auch davor hüten muß, zu sagen, sie bezweckten geradezu eine Förderung der Wasserabgabe, so bleibt doch die physikalische Notwendigkeit einer verstärkten Transpiration am Tage gegenüber normal gebauten geschlossenen Blattspitzen außer Zweifel. Es erscheint gerade in diesem Zusammenhange nützlich, sich vor Augen zu halten, auf wie mannigfache Weise wirkliche Xerophyten, deren Wasseraufnahme etwa durch physikalische Trockenheit des Bodens gehemmt ist, die zartwandigen und wasserreichen Gewebe vor Transpiration zu schützen »trachten« und wie sie dies durch zweckmäßige Ausbildung und Lagerung der aus Gründen des Gaswechsels doch nicht zu entbehrenden, überaus kleinen Spaltöffnungen der stark verdickten Epidermis und durch andere Eigenschaften tatsächlich erreichen. Jedenfalls ist eine Apikalöffnung alles eher denn eine Xeromorphie, und ihr außerordentlich interessanter Bau bei einer, ja man kann sagen bei der charakteristischsten Hochmoorpflanze, deren Wurzeln in reinen Verlandungssphagneten oder im Sphagnumtorfschlamm der tiefen Schlenken dauernd der Wirksamkeit jener Faktoren ausgesetzt sind, welche angeblich die Wasseraufnahme hemmen und Einrichtungen zur Herabsetzung der Wasserabgabe bedingen, ist ganz besonders dazu angetan, die ökologische Widersinnigkeit dieser Theorie darzutun.

Damit schließen wir diese allgemeinen ökologischen Erörterungen. Eine kritische Auslassung über die Verwertbarkeit viel angewendeter, morphologischer Charaktere zu ökologischen Schlüssen erwies sich als notwendig zur Gewinnung einer sicheren Grundlage. Sie ist die Voraussetzung zu unserer vergleichenden Untersuchung und sie allein schafft die Gewähr, daß wir bei der Beurteilung irgendwie gearteter struktureller Ökologismen der Hochmoorpflanzen und der daraus abgeleiteten Beziehungen zum Komplex der edaphischen und atmosphärischen

Faktoren nicht noch mehr Fehler einschleichen lassen, als dies bei der heutigen Unvollkommenheit der ökologischen Arbeitsweise und der Vielgestaltigkeit der Anpassungserscheinungen der Pflanzen so wie so notwendig der Fall ist.

2. Allgemeine Voraussetzungen für die vergleichende Untersuchung der »typischen«, der »indifferenten« und der »akzessorischen« Hochmoorpflanzen.

Um die Xero- oder Hygromorphie der übrigen Hochmoorpflanzen nach Ausschluß der Ericaceen als solche zu erkennen und in ihrer Abhängigkeit vom Substrat zu studieren, konnten zwei Wege eingeschlagen werden: Einmal konnte man die auf primären Hochmooren gefundenen Pflanzen einfach der Reihe nach auf ihren Blattbau hin untersuchen und sie dann je nach der Ausbildung ihrer Stomata, Epidermisaußenwände, Cutinisierung usw. für xeromorph oder nicht xeromorph erklären. Wenn zwar hierbei durch das Fehlen eines sicheren Maßstabes das Kriterium für xeromorphe Ausbildung der Blätter natürlich etwas außerordentlich Willkürliches wäre, so müßten sich andererseits doch die Pflanzen mit ausgesprochener Xeromorphie oder, wie sie oft genannt werden, die Pflanzen mit »extrem xerophiler Organisation« von solchen Hochmoorpflanzen abheben, die keine derartigen Strukturen besitzen. Bei diesem Verfahren müßte man sich jedoch damit begnügen, die erhaltenen Werte für eine Scheidung in xeromorphe uud neutrale, vielleicht auch noch in hygromorphe Hochmoorpflanzen zu verwenden. Diese Werte könnten aber niemals darüber Auskunft geben, ob der Charakter einer Pflanze, die ich auf dem Hochmoor xeromorph oder hygromorph finde, auf anderem Boden der gleiche ist oder ob die gefundene Xero- oder Hygromorphie bei ihr vielleicht ein Resultat spezifischer »Moorfaktoren« darstellt.

Anders, wenn ich meine Pflanzen von vornherein nach bestimmten Gesichtspunkten zu einer vergleichenden Untersuchung mit anderen Pflanzen vom Mineralboden oder Flachmoor auswähle, die ihnen verwandtschaftlich sehr nahe stehen, oder wenn ich sie, soweit das überhaupt möglich ist, mit ihren eigenen Artgenossen von solchen

Böden vergleiche. Dann entspringen der morphologischen Untersuchung zweierlei wichtige Beziehungen: einmal muß sich ihr Charakter als xeromorphe, neutrale oder hygromorphe Hochmoorpflanzen offenbaren — womit allein schon viel gewonnen ist —, sodann aber muß sich ermitteln lassen, ob der betreffende Charakter durch im Hochmoorboden wirkende Faktoren hervorgerufen oder wenigstens mitbedingt betrachtet werden muß oder ob er auch anderwärts in derselben Ausbildung vorhanden und also von spezifischen »Moorfaktoren« unabhängig ist.

Die Gesichtspunkte, nach denen ich die auf Hochmooren gefundenen Pflanzen zur Untersuchung brachte, waren folgende. Zunächst die Voraussetzungen: Es gibt auf den Hochmooren einige Phanerogamen — nur mit solchen haben wir es in diesen Untersuchungen zu tun —, die auf anderen (auch Moor-) Böden überhaupt nicht oder wenigstens selten vorkommen. Sie wären als die eigentlichen, die »ausschließlichen« Hochmoorpflanzen zu bezeichnen. Ferner gibt es eine Reihe von Pflanzen, die man »indifferente« Moorpflanzen nennen muß, weil sie »unter geeigneten Bedingungen in allen Moortypen (Flach-, Zwischen- und Hochmoor) vorkommen« (Groß, 1912, p. 246). Endlich finden wir auf Hochmooren gelegentlich, mitunter sogar häufig, Pflanzen vom Mineralboden, die durch Zufall (Wind, Tiere) hierher gelangten und in den von ihren normalen in vieler Hinsicht stark abweichenden, angeblich »physiologisch trockenen« Verhältnissen sich zu erhalten gezwungen waren. Ich bezeichne sie hier als »akzessorische« Moorpflanzen.

In diese drei Abteilungen lassen sich sämtliche Pflanzen einteilen, die auf Hochmooren angetroffen werden. Zu der ersten gehören Eriophorum vaginatum, Drosera rotundifolia, Vaccinium oxycoccus, Andromeda polifolia und Scheuchzeria palustris, wobei aber gleich bemerkt sei, daß diese Pflanzen sich nicht in allen Gegenden gleich verhalten.

So wird z. B. Scheuchzeria palustris von Groß (1912, p. 246) für Ostpreußen zu den indifferenten Moorpflanzen gerechnet, während sie mir vom Schwarzwald als ganz charakteristische und durchaus an die nassen Schlenken und Blänken des Sphagnetums gebundene, außerhalb dieser niemals anzutreffende Hochmoorpflanze bekannt geworden ist. Umgekehrt ist Scirpus caespitosus in Ostpreußen nach Groß, wie auch auf den Mooren des Schwarzwaldes nach eigenen Beobachtungen stets reine Hochmoorpflanze (außerhalb

nur auf sterilem Sand anzutreffen), während sie von Schröter (1908, p. 339) als „einer der häufigsten Bestandteile alpiner Flachmoore" angegeben wird. Ebenso verhält es sich mit Juncus filiformis, welcher auf dem Schwarzwald charakteristische Hochmoorpflanze, in der Schweiz dagegen nach Schröter (1908, p. 352) subalpine Flachmoorpflanze ist. Daß Scirpus caespitosus aber nicht auf die alpinen Flachmoore beschränkt ist, geht daraus hervor, daß ich sie auf der Bayrischen Hochebene im Dachauer Moos auf unzweifelhaftem Flachmoorboden — dies ist beim Dachauer Moos heute besonders anzugeben![1] — in großen Mengen fand. Eine andere Pflanze nennt Groß für Ostpreußen nicht unter den „indifferenten": die auf den Verlandungssphagneten der Blänken und alten Torfstiche der Schwarzwaldhochmoore verbreitete Menyanthes trifoliata, die ihre eigentliche Heimat wohl im Flachmoor hat.

Neben Menyanthes wären als »indifferente« Hochmoorpflanzen noch zu nennen Eriophorum polystachium, Comarum palustre und Viola palustris, während von den gelegentlich im Sphagnetum der Hochmoore anzutreffenden Mineralpflanzen als »akzessorische« Bestandteile Parnassia palustris, Ranunculus flammula, Juncus conglomeratus, effusus und supinus, Eriophorum latifolium und Melampyrum pratense, gleichsam als »Kulturversuche« für unsere vergleichende Untersuchung von der Natur angesetzt, uns natürlich ganz besonders willkommen sind.

Die weiteren Überlegungen sind nun diese: Die herrschende Theorie behauptet, der Hochmoorboden bedingt aus irgendeinem Grunde durch Hemmung der Wasseraufnahme Xeromorphie bei seinen Bewohnern. Die heute auf ihm angetroffenen Pflanzen müssen also entweder schon xeromorph gewesen sein, als sie auf ihn übergriffen, oder sie paßten sich durch Xeromorphieen an die physiologisch trockenen Verhältnisse an. Waren sie dazu nicht imstande, so wurden sie in der natürlichen Auslese durch den Kampf ums Wasser ausgeschaltet. Auf den Vorgang der Anpassung selbst gehen wir nicht ein. Es darf angenommen werden, daß er einen Zustand des Gleichgewichtes in der vorher gestörten Wasserversorgung wieder hergestellt hat.

Ganz gleichgültig aber, welcher Zustand heute vorliegt und ob er seine Entstehung den von Lamarck oder von Darwin angenommenen Prozessen verdankt, immer müssen sich vom Standpunkt der herrschenden Theorie aus innerhalb einer

[1]) Vgl. dazu Sendtner (1854, p. 657).

Familie oder einer Gattung diejenigen Glieder, die auf die eine oder andere Weise heute an die angeblich physiologisch trockenen Verhältnisse des Hochmoores angepaßt erscheinen, sich durch xerophytische Oekologismen von den übrigen, Flachmoor oder nassen Mineralboden bewohnenden Gliedern unterscheiden, die auf dem Sphagnetum in der natürlichen Zuchtwahl zugunsten der ersteren ausgeschaltet wurden. Allerdings muß einschränkend hinzugesetzt werden, daß uns in solchen als Anpassung an physiologisch trockenen Boden entstandenen Abänderungen nicht nur strukturelle Oekologismen zu begegnen brauchen, wenngleich diese Art weitaus die häufigste sein wird. Möglich wären aber auch physiologische, wenn man will, molekulare Ökologismen, wie z. B. die Erhöhung der osmotischen Saugkräfte in den Wurzelzellen. Dies erscheint in Analogie der von Fitting (1911, p. 216/17 und 271) bei einer nicht xeromorphen, nachgewiesenermaßen stark transpirierenden Wüstenpflanze, Peganum Harmala, gefundenen Verhältnisse zum mindesten denkbar, und eine vergleichende Ökologie der Moorpflanzen, zu der diese Studien die Grundlagen und Richtlinien geben möchten, hat sich natürlich in ihrer Analyse durchaus nicht nur auf strukturelle Ökologismen zu erstrecken, die sofort in die Augen fallen. Für uns handelt es sich aber hier zunächst nur um strukturelle Ökologismen, da ja die Theorie von der »physiologischen Trockenheit« der Hochmoore sich nur auf solche gründet.

Die »akzessorischen« Hochmoorpflanzen müssen wegen ihres ganz überwiegenden Vorkommens auf mineralischem Boden doch wohl ursprünglich diesem Substrat angehören, während es bei den »indifferenten« Moorpflanzen in vielen Fällen zweifelhaft sein mag, welches ihre ursprünglich edaphische Heimat ist, von der sie auf andere Substrate übergreifen. Bei ihnen ist daher immer die Möglichbkeit mit in Rechnung zu ziehen, daß eine etwa ursprünglich auf Hochmoor zur Ausbildung gelangte Xeromorphie auf Mineralboden späterhin trotz Fehlens der sie bedingenden Faktoren in starrer Fixierung erhalten bleibt. Aus der Tatsache, daß die betreffende Xeromorphie auf Mineralboden im selben Maße ausgebildet ist, könnte bei einer solchen vom Hochmoor stammenden indifferenten Moorpflanze

noch nicht mit Sicherheit auf eine fehlende Wirksamkeit der edaphischen Faktoren in dem fraglichen Sinne geschlossen werden, wenngleich dadurch andrerseits diese Wirksamkeit als eine spezifisch hochmoorige doch sehr in Frage gestellt und einer kritischen Erörterung überhaupt entzogen wird.

Bei den »akzessorischen« Pflanzen vom meist nassen Mineralboden mit zureichender Wasserversorgung gestaltet sich die Sache anders und für uns einfacher. Sie sind von Haus aus anatomisch Hygrophyten oder Mesophyten. Gelangen sie als solche auf das »physiologisch trockene« Hochmoor, so befinden sie sich wasserökonomisch in der umgekehrten Lage wie jene vom entgegengesetzten Pol und mit entgegengesetzten Strukturen ausgehenden Hochmoorpflanzen, die als »indifferente« etwa auf das Flachmoor oder den Mineralboden gelangen. Diese letzteren vermögen wohl auf dem nicht mehr »physiologisch trockenen«, ja sogar physiologisch sehr nassen Boden zu existieren; ihre Wasserökonomie gestaltet sich ja eher besser. Jedenfalls zeigen uns die ausgesprochen xeromorphen, immergrünen Torfericaceen, die inmitten der hygromorphen Drosera rotundifolia, Menyanthes trifoliata und Viola palustris das wassergetränkte Sphagnumpolster bewohnen, mit aller Deutlichkeit, daß Xeromorphie und nasses Substrat, so paradox es auch erscheinen mag, sich gegenseitig nicht ausschließen. Und zwar, wie wir zu zeigen versucht haben, auch ohne daß darum aus dem nassen Substrat ein physiologisch trockenes zu werden braucht.

Den Mineralpflanzen hingegen bleibt beim Übergreifen auf das »physiologisch trockene« Hochmoor nur übrig, entweder ihre Wasserökonomie durch Anpassung, also durch Xeromorphieen, mit dem trockenen Substrat in Einklang zu bringen, oder, falls ihnen dies nicht gelingt, aus Wassermangel zugrunde zu gehen oder im Kampf ums Dasein unter besser ausgerüsteten Konkurrenten als unpassend zu unterliegen. Solche Individuen nun, die, wie aus eigenen Beobachtungen am selben Standort mehrere Jahre hintereinander und aus weiter zurückliegenden floristischen Angaben hervorgeht, offenbar seit vielen Generationen das Hochmoor besiedeln, beweisen damit, daß sie sich in diesem Kampfe behaupten konnten. Ihre

Anatomie muß vom Standpunkte Schimpers aus bei einem Vergleich mit den Individuen vom Mineralboden die angeblichen, Xeromorphie bedingenden Wirkungen der edaphischen Faktoren notwendig erkennen lassen, und zwar unter allen Umständen, durchaus nicht etwa nur mit dem Zusatz: falls sie anpassungsfähig sind; dieser wäre hier nach dem vorangehenden geradezu unlogisch. Dieser Unterschied gegenüber den indifferenten erfordert ihre getrennte Betrachtung.

Aus vorstehenden Überlegungen ergab sich für die Hochmoorpflanzen nach Ausschluß der Ericaceen folgender Plan:

Vergleichende Untersuchung

1. solcher Pflanzen, die regelmäßig sowohl auf Hoch- wie auch auf Flachmooren, gelegentlich sogar auf nassem Mineralboden vorkommen.
2. von Pflanzen des Mineralbodens, die gelegentlich im Sphagnetum auftreten.
3. innerhalb solcher Gattungen, deren Vertreter zum einen Teil ausschließlich das Hochmoor, zum anderen ausschließlich das Flachmoor oder den Mineralboden besiedeln; hier schließt sich die kleine Familie der Juncaginaceen an, deren eine Gattung mit einer einzigen Art dem Hochmoor, deren andere ebenfalls mit einer einzigen Art dem Flachmoor angehört (Scheuchzeria palustris und Triglochin palustre).

II. Vergleichend-Anatomisches.

1. Die »indifferenten« Moorpflanzen im Sphagnetum und auf dem Flachmoor oder Mineralboden.

Verglichen wurden:

Menyanthes trifoliata	Pinguicula vulgaris
Scirpus caespitosus	Drosera rotundifolia
Eriophorum polystachium	Carex echinata
„ latifolium	„ vesicaria
Myrica gale	„ Oederi
Comarum palustre	„ rostrata
Viola palustris	Juncus conglomeratus
Parnassia palustris	„ supinus

Die Liste könnte mit Leichtigkeit verlängert werden, wenn mir nicht besonders daran gelegen wäre, zum Vergleich mit den Individuen vom Flachmoor oder Mineralboden gerade solche Artgenossen vom Hochmoor heranzuziehen, die dem eigentlichen, echten, tiefen Sphagnetum entstammten, das von meist braunem, saurem und kalkarmem Hochmoorwasser durchtränkt ist. Dieses Sphagnetum ist jedoch, wie oft betont, sehr arm an höheren Pflanzen. Unterschiede schienen anfangs in größerer Zahl, d. h. in bezug auf mehrere Merkmale, und in stärkerem Ausmaß vorhanden zu sein. Sie erwiesen sich jedoch bei der Untersuchung weiterer und aus verschiedenen Gegenden stammender Individuen meist als nicht beständig; diejenigen vom Sphagnetum zeigen gleich denen vom Flachmoor oder Mineralboden unter sich schon Abweichungen. Inwieweit dabei schwer erkennbare Altersunterschiede, fluktuierende Varianten oder gar ausgeprägte Standortsvarietäten beteiligt sind, ist nicht abzusehen. Es ist natürlich, daß solchergestalt oder anders wirkende Nebenumstände, die sich auch bei kritischer Auswahl der Vergleichsindividuen und -blätter nicht völlig ausschalten lassen, ein klares Bild beim Vergleich verschleiern können. Jedenfalls ist hier große Vorsicht geboten.

Bei den relativ großblättrigen Vertretern Menyanthes trifoliata und Comarum palustre — hier allerdings weniger deutlich —, fiel auf, daß die Blätter der Pflanzen vom eben gelegenen Sphagnetum fast durchgehends kleiner waren als die vom Flachmoor, eine Erscheinung, die nicht als xeromorph anzusprechen ist. Die Begründung wurde früher auseinandergesetzt. Mehr oder minder auffällig waren bei einigen Pflanzen Unterschiede in der Verdickung der Epidermisaußenwand. Einer stärkeren Verdickung der Außenwand bei wenigen Pflanzen vom Sphagnetum, wie sie von Carex echinata (2 Teilstriche gegenüber 1,75 auf dem Mineralboden), Carex Oederi (1,5 gegenüber 1) und Juncus supinus (1 gegenüber 0,75) in geringem Maße vorliegt, steht bei den übrigen Pflanzen des Sphagnetums ein Gleichbleiben der Verdickung, bei manchen sogar eine deutliche Reduktion der Verdickung entgegen. Diese war zu erkennen bei Menyanthes trifoliata, Myrica gale,

Eriophorum polystachium, Juncus squarrosus, Parnassia palustris und Scirpus caespitosus, doch bei diesem letzteren nicht durchgehends. Außerdem war bei einigen dieser Pflanzen mit reduzierter Außenwandverdickung, nämlich bei Menyanthes, Myrica und Parnassia, auch eine deutliche Lockerung des Mesophylls vorhanden, d. h. eine Verstärkung des bei Menyanthes und Parnassia sowieso schon ausgeprägten hygromorphen Schattenblattypus. Bei Comarum fiel auf, daß die bei den Pflanzen von einer Flachmoorwiese auf der Unterseite der Blätter zahlreichen, einzelligen Borstenhaare auf den Blättern vom Sphagnetum wesentlich verringert sind und nur vereinzelt auf die Rippen der Blattnerven beschränkt bleiben.

Auf einige wichtige Übereinstimmungen sei besonders hingewiesen. Die bei Myrica gale beobachtete Einsenkung der Stomata, eine Eigenschaft, welche im Verein mit der häufigen Verstopfung der dadurch geschaffenen Vorhöfe mittels einer wachsartigen Substanz möglicherweise das Attribut »xeromorph« für diese Pflanze rechtfertigt, ist in gleichem Ausmaß auch bei den auf nassem Mineralboden gewachsenen Individuen vorhanden. Aus ihr etwa eine allgemeine »physiologische Trockenheit« des Sphagnetums abzuleiten, wäre ebenso unberechtigt und verhängnisvoll wie die gleiche Folgerung aus der später zu besprechenden Xeromorphie der Atemhöhlen bei den frühblühenden Cyperaceen Eriophorum polystachium und Scirpus caespitosus oder aus der deutlich ausgeprägten, bekannten Einsenkung und Überwölbung der Stomata durch papillenförmig ausgewachsene Epidermiszellen bei Carex limosa. Der Moorbotaniker Schreiber (1906, p. 51) führt diese Struktur auf eine rein physikalische Trockenheit des Substrates zurück, nämlich auf die Gefahr des Austrocknens der seichten Schlenken des Sphagnetums[1]. Dabei fällt jedoch auf, daß die mit Carex limosa in eben diesen Schlenken vergesellschaftete Scheuchzeria palustris nicht nur jeglichen ähnlich wirksamen Transpirationsschutz vermissen läßt, sondern im Gegenteil, wie später auszuführen, in ihren Apikalöffnungen Einrichtungen zur Förderung der Transpiration besitzt. Sodann vermag die Ein-

[1]) Diese auf Volkens zurückgehende und immer wieder geäußerte Ansicht ist schon von Kihlman (1890, p. 107) zurückgewiesen worden.

senkung der Stomata bei Carex limosa schon deshalb kein beweiskräftiges Indizium für eine in spezifischen Hochmoorbodenfaktoren begründete Xeromorphie der Hochmoorflora darzustellen, weil eine ganze Reihe anderer Carices dieselbe Erscheinung an Ufern auf mineralischem Boden und auf Flachmooren aufweist, wo sich der Gedanke an analoge, allgemein wirksame, edaphische Agentien schon wegen der ausgesprochenen Hygromorphie der übrigen, mit ihnen vermischt auftretenden, großblättrigen Gewächse von selbst verbietet. Von solchen Carices sind zu nennen: C. paniculata, vesicaria, panicea, glauca, maxima und riparia. Umgekehrt leben nachgenannte Carices stellenweise massenhaft im Sphagnetum, ohne solche Xeromorphieen zu besitzen, und wir haben kein Recht sie deshalb an Wassermangel leiden zu lassen: C. stellulata, dioica, flava, Oederi und rostrata.

Zur Erklärung der eigenartigen Verteilung dieser Struktur innerhalb der „indifferenten" Gattung Carex sei an die Ansicht Schwendeners (1889, p. 81) erinnert, wonach wir zwischen endemischen und rein alpinen Carexformen einerseits und den aus dem hohen Norden eingewanderten andererseits zu unterscheiden hätten. Die eingesenkten Stomata finden sich nur bei diesen letzteren und sollen Anpassungen an die in Grönland oder sonst im Norden in der Sonne stark ausgedörrten Tundren und Fjelde darstellen. Schwendener fügt aber hinzu, daß unter diesen zweifellos nordischen Formen wiederum nur ein Bruchteil die fragliche Struktur besitzt.

Man sieht aus diesem Beispiel, wie schwer es ist, den anatomischen Bau direkt ökologisch aus den Standortsverhältnissen abzuleiten und wie man nur unter Berücksichtigung sehr verschiedener, auch historischer, Faktoren imstande ist, die sowieso kaum zu vermeidenden Irrtümer wenigstens wesentlich einzuschränken. Wir werden später noch hierauf zurückkommen.

Der Vergleich endlich der untersuchten Pflanzen vom Sphagnetum unter sich selbst liefert das Ergebnis, daß nur 2 Pflanzen, nämlich Scirpus caespitosus und Eriophorum polystachium, infolge eigentümlicher Strukturen der Atemhöhlen anatomisch als Xerophyten zu bezeichnen sind, während die übrigen entweder als neutrale Mesophyten oder aber, wie Menyanthes trifoliata, Viola palustris, Pinguicula vulgaris, Drosera rotundifolia und Parnassia palustris, als mehr oder minder ausgesprochene Hygrophyten erscheinen.

Den Insektivoren, die als Bewohner der Sphagnummoore Europas und Nordamerikas eine hervorragende Rolle spielen, hat wohl zuerst Stahl (1900) eine starke Wasserdurchströmung zugesprochen. Sein Schüler Schmid (1912, p. 8) kommt zu dem Ergebnis: „tatsächlich sind auch zum mindesten die deutschen Arten in die Reihe der Pflanzen mit starkem Transpirationsstrom zu stellen". Für Drosera rotundifolia bringt er, abgesehen von der Blattanatomie, sogar einen experimentellen Beweis. Aber bereits aus der anatomischen Untersuchung von Drosera rotundifolia, intermedia, binata und capensis, die sich in ihrem Bau eng an rotundifolia anschließen, ferner von Pinguicula vulgaris, Drosophyllum lusitanicum und Dionaea muscipula, ist er zu einem allgemeineren Schluß berechtigt. Von den auf nordamerikanischen, besonders kanadischen Hochmooren neben Drosera oft tief in die Sphagnumpolster eingesenkten Krugblättern von Sarrazenia purpurea, deren „Röhren oft wahre Fallgruben in der vom Torfmoos gebildeten Oberfläche darstellen" (Potonié, 1913, p. 180), gibt Transeau (1906, p. 18) ähnliche Verhältnisse an.

Alle jene für die grobe Physiognomie der Hochmoore so wenig besagenden und doch für unser Problem keineswegs bedeutungslosen Carnivoren des kalkarmen, hummussauren Sphagnums erweisen sich anatomisch als ausgesprochene Hygrophyten. Ihr Mesophyll ist wenig oder gar nicht differenziert und sehr stark von Interzellularen durchsetzt, Stomata sind auf beiden Seiten meist gleichmäßig verteilt, die Verdickung der Außenwände ist sehr schwach und die Cuticula sehr dünn. Die Blattstruktur hat sogar den Vergleich mit Wasserpflanzen hervorgerufen! Daß die Zahl der Stomata — entgegen dem sonstigen Verhalten solcher Hygrophyten — stark reduziert ist, nämlich beispielsweise nur 30 auf den mm² beträgt (vgl. die Tabellen bei Schmid, 1912 und Ruschmann, 1914, p. 7), kann an unserer Auffassung nicht irre machen; denn diese Eigenschaft mag mit der von Ruschmann (1914, p. 31) z. B. bei Pinguicula vulgaris betonten Reduktion der Chlorophyllkörner an Farbstoff und Größe, weiterhin mit der Einschränkung der Assimilation überhaupt und Anpassung an die Heterotrophie zusammenhängen. Jedenfalls wird dieser auffällige Charakterzug der geringen Spaltöffnungszahl, der wie es scheint, allen Insektivoren zukommt, von den übrigen Eigenschaften in ähnlicher Weise übertönt, wie umgekehrt die Hydathoden der alpinen Polster-Saxifragen von deren Xeromorphie.

Allerdings darf bezüglich unseres Problems nicht übersehen

werden, daß diese der Sphagnumdecke und dem nackten Torf der »Schlenken« dicht angeschmiegten Carnivoren nebst Viola palustris und Lycopodium inundatum, das sich ihnen in der ökologischen Anatomie anschließt, insofern eine Sonderstellung unter den übrigen Hochmoorpflanzen einnehmen, als ihre Blätter sich zum mindesten zeitweise, nämlich bei ruhigem Wetter, in der dem nassen Moos aufliegenden Dunstatmosphäre befinden und dabei kaum viel Wasser durch Transpiration verlieren dürften. Es muß zugegeben werden, daß für sie die atmosphärischen Bedingungen, welche die Transpiration und damit wohl auch die Ausbildung einer Xeromorphie beeinflussen, zeitweise anders sein werden, wie bei denjenigen Gewächsen »desselben« Standortes (vgl. Kraus, 1911), die ihre Transpirationsorgane in Regionen größeren Sättigungsdefizites erheben. Diesen Unterschied macht Yapp (1912) geltend zur Erklärung der Hygromorphie von Hydrocotyle inmitten der von ihm auf Grund der Verteilung des Haarkleides für xeromorph erklärten Flachmoorpflanze Spiraea Ulmaria. Doch ist es gut, sich daran zu erinnern, daß ja auch Vaccinium oxycoccus in der gleichen »Tiefenlage« wie jene oben genannten ausgesprochenen Hygrophyten über das Sphagnetum hinkriecht und keineswegs auf seinen Transpirationsschutz verzichtet. Wenn aber hier geltend gemacht werden sollte, Vaccinium oxycoccus sei ja doch immergrün und brauche seine Xeromorphie für den physiologisch trockenen Winter, so kann ich auf diesen sehr berechtigten Einwand nur erwidern, die hygromorphen Carnivoren, Viola palustris und Lycopodium inundatum benötigten dann unter denselben atmosphärischen Bedingungen doch wohl im Sinne Schimpers gleichfalls eine Xeromorphie, — nur eben für den physiologisch trockenen Sommer!

2. Die »akzessorischen« Hochmoorpflanzen auf dem Sphagnetum und auf dem Mineralboden.

Sobald die »akzessorischen« Hochmoorpflanzen auf dem Hochmoor häufiger werden, verschwindet natürlich die Grenze zwischen dieser Gruppe und den »indifferenten« Hochmoorpflanzen. Einige Vertreter mußten darum bereits dort behandelt

werden, so Parnassia palustris, Juncus conglomeratus und supinus. Ausgesprochen »akzessorisch« sind dagegen im Sphagnetum Juncus silvaticus, Eriophorum latifolium, Ranunculus flammula und Melampyrum pratense.

Die Juncus silvaticus-Pflanzen des Sphagnetums besaßen eine etwas stärkere Verdickung der Epidermisaußenwand als ihre Artgenossen vom Mineralboden. Sie betrug durchschnittlich 1,75—2 Teilstriche gegenüber 1,5. Bei Eriophorum latifolium war kein Unterschied wahrzunehmen. Desgleichen finden sich die weitestgehenden Übereinstimmungen im Bau der Blätter vom Sphagnetum und vom Mineralboden bei Ranunculus flammula und Melampyrum pratense, welch letztere Pflanze auf den Hochmooren des Granitgebietes und Gneises im südlichen Schwarzwald so heimisch geworden ist, daß man sie als Variatio paludosa von der Mineralboden-Form abgrenzt (vgl. Schlenker 1908, p. 112). Die Ranunculus flammula-Individuen vom Sphagnetum zeigen gleich denen vom Mineralboden den charakteristischen Blattbau der Hygrophyten: schwach verdickte Epiderismaußenwand, beiderseits sehr dünne Cuticula, Stomata auf beiden Seiten annähernd gleichmäßig verteilt — die Schließzellen sind übrigens am Stengel etwas über die Höhe der übrigen Zellen vorgewölbt —, geringe Differenzierung des Mesophylls in eine undeutlich ausgeprägte, einschichtige Palisaden-Lage und sehr lockeres Schwammparenchym bis zur unteren Epidermis, Hydathoden mit Wasserspalten über einer wechselnden Zahl von Blattzähnen. Unterschiede gegenüber den Pflanzen vom Bewässerungsgraben einer Wiese auf Mineralboden habe ich nicht finden können.

Ebenso ausgesprochen sind die Übereinstimmungen bei Melampyrum pratense; doch ist die Pflanze gegenüber Ranunculus flammula als Mesophyt zu bezeichnen. Der Blattbau ist derber, die Stomata bleiben auf die Unterseite beschränkt, die Cuticula ist aber noch beiderseits dünn. Die vierzelligen Köpfchendrüsen, welche bei den Pflanzen des Sphagnetums mit einer Basalzelle in geringer Zahl der Oberseite, sehr zahlreich der Unterseite aufsitzen, und zwar über den Leitbündeln, sind mit ebensolchem Bau, in gleichem Mengenverhältnis und der gleichen Verteilung auch den Blättern vom Mineralboden

eigen. Wir finden also bei den vom Mineralboden stammenden »akzessorischen« Pflanzen im primären Hochmoor keinerlei Anzeichen einer Xeromorphie und damit einer gestörten Wasserbilanz. Wenn aber auch hier wieder eingewendet werden sollte, die untersuchten »akzessorischen« Hochmoorpflanzen seien vielleicht nicht plastisch gewesen, so habe ich der Kritik dieses Einwandes noch hinzuzufügen, daß derselbe die alte Anschauung von selbst richtet. Denn da diese Pflanzen seit vielen Generationen auf dem angeblich »physiologisch trockenen« Boden noch immer ohne jegliche Xeromorphie und teilweise, wie Ranunculus flammula, mit ausgeprägter Hygromorphie unverändert gedeihen, so erübrigt sich jede weitere Auslassung über die Bedeutung und Wirksamkeit solcher die Wasseraufnahme hemmender und Xeromorphie bedingender Faktoren. Die von der Natur selbst durch viele Generationen durchgeführten Kulturversuche besagen mehr als alle entsprechend angestellten Laboratoriumsversuche. Die alte Anschauung müßte sich hier immer mehr hinter Hilfshypothesen verschanzen, um ihre Behauptung noch aufrechtzuerhalten. Im umgekehrten Fall, wo wir, wie bei Eriophorum, wirkliche Xeromorphieen auf dem Sphagnetum antreffen, werden ihr die Waffen dadurch entrissen, daß diese Anpassungen an gestörte Wasserversorgung auf dem neutralen Flachmoor im selben Ausmaß vorliegen. Hier wie dort kommen wenige Xerophyten unter einer überwiegenden Anzahl von Mesophyten und Hygrophyten vermischt vor. So wie einerseits die Hygrophyten des Sphagnetums die Annahme eines oder mehrerer allgemein im Substrat wirkender Agentien der »physiologischen Trockenheit« verbieten, zeigt andrerseits die vergleichende Untersuchung der wenigen mit jenen vermischt auftretenden, vielerorts aber durch ihr mächtiges Überwiegen zu bestimmten Zeiten den Vegetationscharakter bestimmenden wirklichen Xerophyten mit ihren Artgenossen vom Flachmoor oder Mineralboden, daß ihre Xeromorphie nicht in spezifischen Faktoren des Hochmoores begründet sein kann. Dieses Ergebnis beraubt die Theorie von der »physiologischen Trockenheit« der Hochmoore ihrer wesentlichsten Stütze.

Wenn aber der amerikanische Moorforscher Transeau (1906, p. 21) im Gegensatz zu unseren Ergebnissen auf Grund seiner „Ecological Anatomy" zu dem Schluß kommt, die Hochmoorpflanzen besäßen mehrere gemeinsame xerophytische Merkmale und seien den Pflanzen trockener Sandebenen sehr ähnlich, so verlohnt es sich, den Gründen dieser nicht etwa nur für unsere europäischen, sondern selbst für die nordamerikanischen Hochmoore offenbar nicht zutreffenden Anschauung nachzuforschen. Da ist zunächst wichtig, daß Transeau unter den 6 Kriterien der Xeromorphie mindestens 3 zweifelhafte anwendet. Zweitens ist das Ergebnis gewonnen aus 12 Hochmoorpflanzen, unter denen sich allein 7 immergrüne Ericaceen und Nadelhölzer befinden. Über die Hälfte der Pflanzen mußte also eigentlich von vornherein ausschalten, wo es sich darum handelte, eine anatomische Grundlage für die Erörterung und Lösung des Problems der Hochmoorxerophyten zu gewinnen. Drittens endlich stellen diese 12 Pflanzen, wie schon das Vorwiegen der Holzgewächse zeigt, keine unbefangen zusammengestellte oder doch keine wirklich charakteristische Auslese der Sphagnummoorpflanzen dar; sie passen vielmehr zum größten Teil zu der von Ganong (1903, p. 143) als „The Heath"- oder „flat-bog-association" mit „Ericetum" bezeichneten Formation, welche etwa mit unserem „Zwischenmoor", in manchen Punkten sogar mit Graebners „Heidemoor" identisch ist. Es liegt also, soweit ich sehen kann, eine sekundäre Hochmoor- oder mindestens eine stark heidige Zwischenmoorflora vor, neben der jedoch von Ganong ausdrücklich noch die „raised bog-association" als „Sphagnetum" angeführt und mit unserer Bezeichnung „Hochmoor" belegt wird.

Ebenso dürften wohl die abweichenden Ergebnisse zu beurteilen sein, die Nilsson (1898) über die Xeromorphie der schwedischen Sumpfpflanzen veröffentlicht hat, und mit denen wir uns kurz auseinanderzusetzen haben. Der Befund, daß z. B. Carex ampullacea „in größeren Sümpfen wachsend eine ausgeprägt xerophile Struktur zeigt, auf nahrungsreicherem Boden, z. B. in Bächen (unter denselben Insolations- und Feuchtigkeitsverhältnissen) eine recht bedeutende Reduktion der xerophilen Eigenschaften" (1898, p. 14), bestärkt diesen Moorforscher in der Ansicht, „daß eine sehr große Zahl der schwedischen Sumpfpflanzen solche Eigenschaften besitzt, die darauf hindeuten, daß für sie das Bedürfnis, die Transpiration herabzusetzen, ebenso groß ist, wie für manche wirkliche Xerophyten" (p. 10). Die Verhältnisse bei Carex ampullacea sollen darauf hinweisen, daß die Xeromorphie mit den heutigen äußeren, offenbar edaphischen Bedingungen in ursächlichen Zusammenhang gebracht werden müsse.

Da auch Nilsson mehrere der Kritik nicht standhaltende Merkmale der Xeromorphie anwandte, z. B. Schleimeinlagerung der Epidermis, Anordnung und Struktur des Assimilationsgewebes und „spezielle, für gewisse Arten oder Gattungen eigentümliche Einrichtungen, die ein Regulieren der Transpiration zu bezwecken scheinen" (p. 9), so dürften in Anbetracht der Tatsache, daß die anatomischen Charaktere gerade bei den monokotylen Sumpfpflanzen auch nach meinen Erfahrungen sehr variabel sind, seine Ergebnisse aus früher dargelegten Gründen ihre Beweiskraft wesentlich einbüßen.

3. Vergleichende Untersuchung ausschließlicher Hochmoor-, »indifferenter« und ausschließlicher Flachmoor- oder Mineralboden-Arten innerhalb der Familie der Juncaginaceen und der Gattungen Ranunculus, Viola, Juncus, Scirpus und Eriophorum.

a) Juncaginaceen.

Die Juncaginaceen sind auf dem Flachmoor mit Triglochin palustre, auf dem Hochmoor mit Scheuchzeria palustris vertreten. Die Blätter der Flachmoorpflanzen sind juncusartig und besitzen einen zentralen Hohlraum. Die Epidermis ist mäßig verdickt und mit mäßig starker Cuticula überzogen; Stomata nebst Atemhöhlen zeigen nichts besonderes. Die Hochmoorpflanze, die als charakteristische Bewohnerin des Sphagnetums für unser Problem von großer Bedeutung ist, zeigt mit der Flachmoorpflanze im gröberen Blattbau große Übereinstimmung. Die Epidermisaußenwand ist zwar um ein geringes dicker und erscheint auch stärker cutinisiert, doch sind diese Unterschiede zu gering, um der Pflanze etwa — trotz stärkerer Ausbildung des Sclerenchyms — ein xeromorphes Gepräge[1] gegenüber ihrer Verwandten vom Flachmoor zu geben. Hingegen dürfen wir, wie im theoretischen Teil begründet, in der seitlich an der Blattspitze gelegenen Apikalöffnung eine typische Hygromorphie erblicken. Schon mit bloßem Auge erkennt man eine Einsenkung von kreisrundem Umriß, deren Durchmesser etwa 0,75 mm beträgt. Ein medianer Längsschnitt durch die Blattspitze zeigt, daß die Tracheiden der Gefäßbündelendigungen an dieser Stelle sich direkt an die Epidermis anlegen, welche merkwürdigerweise gerade hier unverdickt geblieben ist. Sie werden dann durch Zerfall dieser letzten schützenden Hülle, von der man nur noch die widerstandsfähige Cuticula erkennt, frei und grenzen auf eine immerhin beträchtliche

[1]) Daß bei Scheuchzeria die Zellwände überhaupt stärker verdickt sind, mag mit der außerordentlichen Nährsalzarmut des Torfwassers zusammenhängen (Standort: Verlandungssphagnetum des Blindensees bei Triberg, eines typischen Hochmoorkolkes); vgl. hierzu eine Arbeit aus der Goebel'schen Schule von W. Vischer (1915), worin unter anderem der experimentelle Nachweis erbracht wird, daß Kultur in sehr verdünnter Nährlösung bei manchen Pflanzen Verdickung der Zellwände, ja sogar xeromorphe Modifikationen hervorruft, was schon Berthold (1904, p. 194) aus Wasserkulturen schloß.

Strecke mehr oder weniger ungeschützt direkt an die Atmosphäre. Die Anlagerung der Tracheiden an die Epidermis und die Bildung einer scharfumrissenen und stets gleichen Öffnungsfläche kommt, wie von Minden (1899) nachgewiesen hat, dadurch zustande, daß gewisse Rindenlagen, die in der unmittelbaren Umgebung der Apikalöffnungen die Leitbahnen von der Epidermis trennen, an dieser Stelle von vornherein überhaupt nicht zur Ausbildung gelangen. Dies ist deshalb merkwürdig, weil bei den meisten übrigen Apikalöffnungen, selbst bei Luftblättern heterophyller Wasserpflanzen, ursprünglich vorhandene Wasserspalten mit zunehmendem Alter absterben und erst nach Zerfall der subepidermalen Lagen die Ausführwege der Leitbahnen frei in die Atmosphäre ragen (vgl. von Minden (1899), Borodin (1873), Weinrowsky (1898).

Schon wenn Stomata ihre Regulierfähigkeit verlieren und dauernd offenstehen, muß man annehmen, daß die betreffenden Pflanzen auf die Dauer nur bei reichlicher Wasserzufuhr ihren Bedarf decken können. Bei dieser Apikalöffnung ist aber die physikalische Wirkung, nämlich eine starke Wasserabgabe, offenbar ungleich größer; denn es grenzen nicht Interzellularräume in eine trotz offener Stomata immerhin noch relativ abgeschlossene und dunstgesättigte, windstille Atemhöhle, sondern die Wasser oder doch Wasserdampf führenden Gefäßendigungen grenzen selber auf ansehnliche Strecke an die Oberfläche. Das Differenzialgefälle der Feuchtigkeit muß also insbesondere bei warmem, sonnigem Wetter ganz beträchtlich sein. Der Vergleich der Hochmoorpflanze mit der verwandten Flachmoorpflanze rechtfertigt auch in diesem Falle in keiner Weise die Behauptung, die Hochmoorflora sei xeromorph und verlange zu ihrer Erklärung ein »physiologisch trockenes« Substrat.

b) Ranunculus.

Von dieser Gattung wurde zum Vergleich mit den vom tiefen, sauren Sphagnetum stammenden Vertretern der indifferenten Art R. flammula die Mineralbodenpflanze R. acer herangezogen. Schon die Verteilung der Stomata charakterisierte in Verbindung mit einer zarten Cuticula die Hochmoorpflanze anatomisch als Hygrophyten. Während sie bei R. acer

hauptsächlich auf der Unterseite liegen, sind sie bei R. flammula auf beiden Seiten annähernd gleichmäßig verteilt. Dazu kommen noch die leicht Guttation bedingenden Wasserspalten auf den Höckern über den Hauptleitbündelendigungen der Blätter. Nichts deutet darauf hin, daß die im Sphagnetum lebende Art mit größeren Scßwierigkeiten der Wasserversorgung zu kämpfen habe, als ihre Verwandte auf dem Mineralboden. Ihre ökologische Anatomie deutet eher das Gegenteil an.

c) Viola.

Viola palustris ist eine neben Drosera rotundifolia so häufige Sphagnetumpflanze, daß der Vergleich mit einer ihrer an Mineralboden gebundenen Verwandten, z. B. mit Viola canina, ebenso wichtig sein mußte, wie der bei Ranunculus. Das Blatt von V. canina besitzt den Bau einer gewöhnlichen Schattenpflanze: die Außenwände sind schwach verdickt und mit schwacher, aber schon ohne Reaktionen deutlich sichtbarer, gefältelter Cuticula überzogen. Das Blatt von V. palustris ist im ganzen dicker, die einzelnen Gewebeelemente sind größer, mit Ausnahme der Schließzellen. Auffällig ist, daß die Außenwand der Epidermis — selbst an der den Sonnenstrahlen ausgesetzten Oberseite! — außerordentlich schwach verdickt ist. Die Cuticula ist noch feiner als bei V. canina und nicht gefältelt. Das Mesophyll ist sehr locker. Hygromorpher kann man sich das Blatt einer Landpflanze an sonnigem Standort eigentlich nicht gebaut denken. Wenn man dann an Tagen mit hoher relativer Luftfeuchtigkeit die Blätter auf der Oberfläche des Sphagnumteppichs an ihren Einkerbungen des Randes über den Wasserspalten mit großen Guttationstropfen versehen findet und sich ihren Bau vergegenwärtigt, so verbietet sich ein Schluß auf gehemmte Wasserversorgung von selbst. Schließlich sei noch daran erinnert, daß die auf — trockeneren — Zwischenmooren lebende, sehr nahe verwandte Art V. epipsila behaart ist, während V. palustris vom Sphagnetum mit ihrer völligen Kahlheit den nicht mehr zweifelhaften Hygrophytencharakter nur vervollständigt. Diesen Unterschied hat Potonié (1912, p. 38/39) hervorgehoben, allerdings

ohne sich darüber klar zu werden, daß er eher gegen als für die auch von ihm betonte Xeromorphie der Hochmoorflora spricht.

d) Juncus.

Verschiedenen Vertretern vom Mineralboden und Flachmoor, z. B. J. setaceus, supinus, conglomeratus, effusus, lamprocarpus, wurden die Hochmoorpflanzen J. filiformis und squarrosus gegenübergestellt. Schon die nicht dem Hochmoor entstammenden erstgenannten Arten wiesen starke Verdickungen der Außenwände auf, die Cuticula war relativ stark. Während von den Sphagnumpflanzen J. filiformis sich ihnen darin anschließt, haben wir in der anderen Hochmoorbinse J. squarrosus anatomisch einen zweifellosen Xerophyten zu erblicken. Die Blätter sind starr, borstenförmig, schwachrinnig. Auf der Oberseite sind keine Stomata, die Epidermiszellen erinnern auf dieser Seite durch ihre relative Größe einigermaßen an ein medianes Schwellpolster eines etwa phylogenetisch älteren Stadiums mit breit rinnenförmiger Blattlamina. Die Epidermis der Unter (Außen)-Seite besitzt sehr starke Verdickungen und beträchtlichen Transpirationsschutz infolge starker Cuticula nebst Cuticularschichten.

Die Xeromorphie dieser »Hochmoorpflanze« — sie ist eigentlich ein Bewohner steriler Sand-Böden! — ist nicht zu bestreiten. Es fragt sich bei unserer Problemstellung nur, ob sie als Voraussetzung einer »physiologischen Trockenheit« der Hochmoore gelten darf, d. h. ob man aus ihr auf eine solche schließen kann. Davon kann wohl keine Rede sein, denn die Blätter überdauern den Winter. Und da wir niemals entscheiden können, ob sie ihn deshalb überdauern, weil sie nun schon auf dem Hochmoor aus edaphischen Gründen xeromorph sind und es sich daher ohne Gefahr leisten können, oder ob sie nicht vielmehr umgekehrt auf dem Hochmoor nur deshalb xeromorph sind, weil sie eben wintergrün sind, darum ist ihre Xeromorphie ebensowenig beweiskräftig, wie diejenige der immergrünen Torfericaceen.

e) Scirpus.

Die Flachmoor- und Mineralbodenpflanzen S. lacustris, palustris und pauciflorus schließen sich ökologisch-anatomisch etwa an

die Juncus-Arten desselben Standortes an. Die einzige Hochmoorpflanze ist S. caespitosus; sie besiedelt in manchen Gegenden nur das Hochmoor, nicht das Flachmoor, und besitzt gegenüber ihren nächsten Angehörigen vom Flachmoor und nassen Mineralboden eine ausgesprochene Xeromorphie. Da sie jedoch in ihrer ökologischen Anatomie mit den Arten der nahe verwandten Gattung Eriophorum sehr weitgehend übereinstimmt, soll sie erst in diesem Zusammenhang besprochen werden.

f) Eriophorum.

Der Bau des auf nassem Mineralboden und Flachmooren verbreiteten Eriophorum latifolium ist in bezug auf die Wasserversorgung ökologisch als neutral anzusprechen. Die Blätter sind breitrinnig mit medianem, schwach entwickeltem Schwellpolster und enthalten große, regelmäßig angeordnete Lufträume. Epidermis, Stomata und Atemhöhlen zeigen nichts besonderes. Dieser ausschließlichen Mineralsumpfpflanze wird die ausschließliche Hochmoorpflanze E. vaginatum gegenübergestellt. Ihre Blätter sind juncusartig, borstenförmig, dreikantig. Eine Begrenzungsfläche ist noch als morphologische Oberseite zu erkennen, die andern zwei sind die Unterseite. Auf ihnen liegen die Stomata. Die Schließzellen sind klein, sonst aber von normalem Cyperaceenbau. Dagegen lassen schon die aufallend starke Verdickung der Epidermisaußenwand, die starke Cuticula und — besonders am Halm — beträchtliche Cuticularisierung der Verdickungsschichten auf einen Xerophyten schließen. Dieser Charakter offenbart sich besonders deutlich an der Struktur der Atemhöhlen. Während diese bei E. latifolium in normaler Weise von zartwandigem, chlorophyllhaltigem Mesophyll umgeben sind, finden wir hier eine offenbar xeromorphe Modifikation, die ein genaueres Studium verlangte (s. Abb. 1 und 2).[1]

Die angrenzenden Mesophyllzellen fallen schon durch ihren Mangel an Chlorophyll auf. Das eigentliche Assimilationsge-

[1]) Die Zeichnungen wurden mit dem Abbeschen Zeichenapparat angefertigt, und zwar Abb. 2 u. 3 bei Objektiv 9 (Leitz) u. Okular 3 (Leitz), die übrigen bei Objektiv 7 (Leitz) und Okular 3 (Leitz). Zur Reproduktion sind die Abb. 2 u. 3 auf $^1/_3$, sämtliche übrigen auf $^1/_2$ verkleinert worden.

webe beginnt erst eine Lage tiefer und ist von der Atemhöhle durch eine diese selbst schwach becherförmig umschließende Lage von Zellen getrennt. Die Außenwände dieser Zellen sind stark verdickt und erinnern in dieser Eigenart wie auch durch sonstige gleich zu besprechende Charaktere an Epidermiszellen. Querschnitte durch Stomata und Atemhöhlen liefern verschiedene Bilder, je nachdem ich den flachen »Becher« am Rande oder median getroffen habe; desgleichen relativ dicke Schnitte bei hoher und tiefer Einstellung.



Abb. 1. Eriophorum vaginatum. Blatt, Querschnitt durch Atemhöhle und Spaltöffnung.

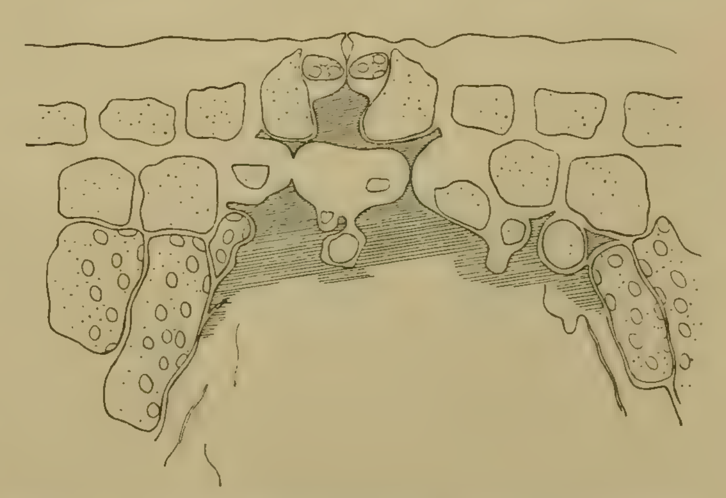


Abb. 2. Eriophorum vaginatum, Halm, Querschnitt durch Luftraum, Atemhöhle und Spaltöffnung.

Aber selbst bei dünnen, medianen Schnitten ist das Bild von der becherförmigen Auskleidung nicht immer gleich, und es ist nicht leicht, sich darüber klar zu werden, wieviel Zellen an ihrem Aufbau beteiligt sind. Mitunter findet man einen scheinbaren Kranz von 3—5 kleinen, runden Zellen; andere Schnitte zeigen nur 2 Zellen, die denselben Raum ausfüllen und infolgedessen gestreckt sind. Bei diesen letzteren Bildern kann man jedoch meist durch veränderte Einstellung wiederum scheinbar wenige kleine, kugelige Zellen sehen, welche Interzellularen zwischen sich freilassen. Längsschnitte durch die Stomata zeigen im wesentlichen dasselbe, nur ist der Aufbau aus

wenigen Zellen infolge der mit der Verdickung und Bildung der Interzellularen zusammenhängenden Formveränderung in dieser Ansicht noch weniger zu erkennen (s. Abb. 3). Aus der Multiplikation der in beiden Richtungen gefundenen Anzahl von Zellen hätte man im Mittel einen Anteil von 8—12 Zellen an einem »Becher« oder — da er gerade bei E. vaginatum sehr flach ist — einer »Platte« errechnet. Flächenschnitte, die mit der Innenseite nach oben zur Untersuchung kamen, machten die Quer- u. Längsschnittsbilder verständlich. Unter jeder Spaltöffnung, die man durchschimmern sieht und deren Schließzellenumrisse in Abb. 4 gestrichelt gezeichnet wurden, liegen 4—6 Zellen mit den beschriebenen Eigenschaften, mehr nie. Meist sind es nur 4; 2 in der Querrichtung, 2 in der Längsrichtung. Diese Zellen bilden auf dem Flächenschnitt inmitten des grünen Gewebes quadratische bis rechteckige, farblose Flecke. Bei hoher Einstellung des Schnittes zieht — genügende Dicke vorausgesetzt — grünes Gewebe über sie hinweg. Sie stellen also einschichtige Hypodermplatten dar, die an allen den Stellen zwischen Epidermis und assimilierendes Mesophyll eingeschaltet sind, wo Spaltöffnungen liegen. Da diese jedoch auf Längsstreifen zwischen Sclerenchymfaserbündeln sehr nahe bei-

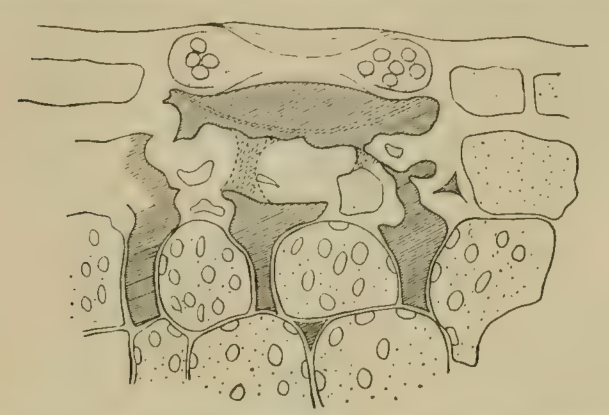


Abb. 3. Eriophorum vaginatum, Halm, Längsschnitt durch Atemhöhle und Spaltöffnung.

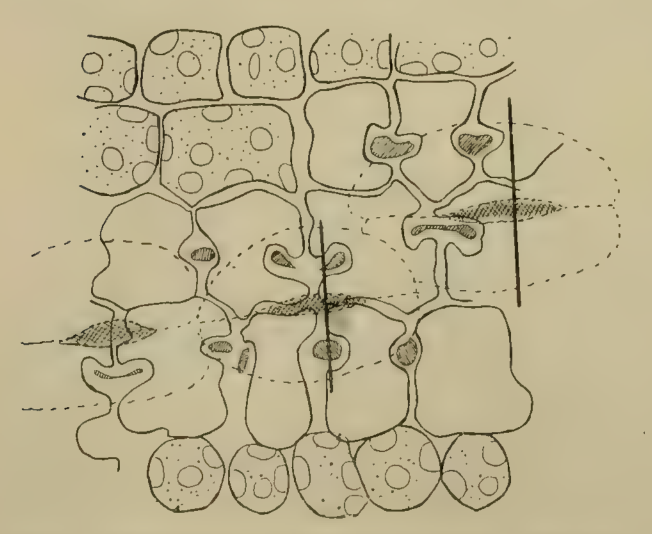


Abb. 4. Eriophorum vaginatum. Blatt, Flächenschnitt von innen gesehen.

sammen liegen, verschmelzen die Teilplatten zu zusammenhängenden, längsverlaufenden Platten. Sie sind durchbrochen von den in die Atemhöhle mündenden Interzellularen. Diese Interzellularen und die durch sie geschaffenen Unterbrechungen der Platte bedingen auf den Quer- und Längsschnitten die Bilder, nach denen man unter jeder Spaltöffnung und Atemhöhle eine ganze Reihe kleiner kugeliger Zellen annehmen möchte. Westermaier (1881) hat sich dadurch zu, wie mir scheint, irrigen Vorstellungen verleiten lassen, die dann für die ökologische Deutung der Struktur offenbar maßgebend waren. Wir werden darauf bei Scirpus caespitosus und Eriophorum alpinum zurückkommen. Da die Interzellularen nicht gleichmäßig verteilt sind — unter jeder Spaltöffnung liegen 2—4 —, so ist es verständlich, daß gute, dünne, mediane Querschnitte recht verschiedene Bilder liefern. In der Abb. 4 sind zwei Möglichkeiten durch Striche angedeutet. Im einen Fall bekommt man unter der Atemhöhle zwei lückenlos aneinanderschließende Zellen, im andern scheinbar 4 Zellen mit 2 Interzellularen. In Wirklichkeit liegen auch hier in der Querrichtung nur 2 Zellen.

Das physiologisch und somit ökologisch Entscheidende dieser eigenartigen Struktur der Atemhöhle ist die Auskleidung mit einer Cuticula. Die Reaktionen wurden ausgeführt mit Chlorzinkjod und Sudan III und zur Sicherheit nachgeprüft mit H_2SO_4 Konz. Während die Cuticula sonst (vgl. De Bary, 1877, p. 79) von den Schließzellen aus noch die Nebenzellen überzieht, um — mit wenigen von Xerophyten bekannten und noch umstrittenen Ausnahmen (vgl. Zimmermann in Schenks Handbuch 1887, Bd. III, 2, p. 612) — beim Ansatz der zartwandigen Mesophyllzellen aufzuhören, setzt sie sich hier über die Fläche der eigenartigen, nunmehr als »Schutzzellen« anzusprechenden Zellen fort, kleidet sogar noch die von dort in das assimilierende Gewebe führenden Zwischenräume aus und ist an besonders glücklichen Schnitten mit Sudan III bis zum Ansatz des Assimilationsgewebes zu verfolgen. Außerdem sind die Verdickungsschichten unter der Cuticula wie bei einer Epidermis noch cutinisiert. Bei Behandlung mit H_2SO_4 erweist sich die Cuticula der »Schutzzellen« als ebenso widerstandsfähig wie die »verkorkten« Mittellamellen der die Gefäßbündel um-

schließenden, außerordentlich stark einseitig verdickten Endodermis. Der ökologisch nicht mehr zweifelhafte Charakter der Struktur wird dadurch verstärkt, daß hier und da die Wand einer unmittelbar unter den »Schutzzellen« gelegenen zarten Mesophyllzelle an der Stelle, wo sie an einen mit der Atemhöhle kommunizierenden Interzellulargang angrenzt, gerade im Umkreis dieser ungeschützten Stelle besonders verdickt und noch mit der Cuticula überzogen ist.



Abb. 5. Eriophorum polystachium. Blatt. Querschnitt durch Atemhöhle und Spaltöffnung.

Die physiologische Wirkung der die Atemhöhle umschließenden, stark verdickten, cuticularisierten und nur durch relativ enge Intercellularen durchbrochenen Hypodermplatte muß eine Herabsetzung der intercellularen und damit der stomatären Transpiration sein.

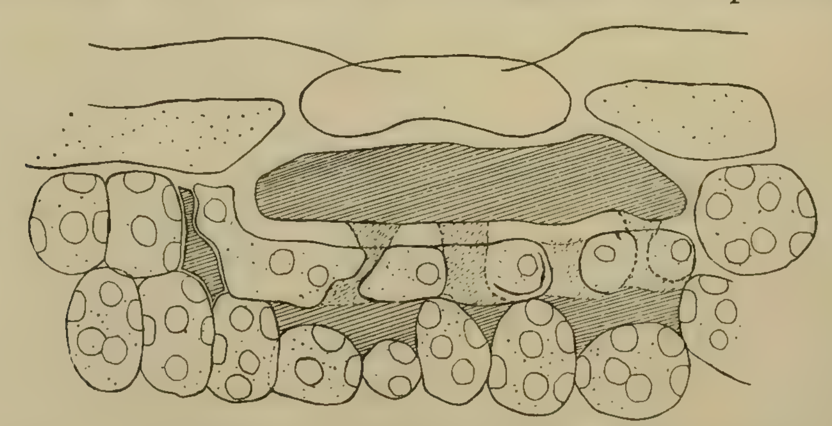


Abb. 6. Eriophorum polystachium. Blatt, Längsschnitt durch Atemhöhle und Spaltöffnung.

Der Besitzer der Struktur ist somit anatomisch ein Xerophyt. Für die Bedeutung der »Schutzzellen« liefert Abb. 2 ein instruktives Bild. In älteren Stadien dehnen sich nämlich am Halm die großen Lufträume durch weitere Zerreißung und Auflösung der Zellen des Assimilationsgewebes vielfach bis unmittelbar zu den Schutzzellen aus. Diese bilden dann einen

letzten wirksamen Riegel, der sich zwischen Atmosphäre und zartwandige Auskleidung des großen Hohlraumes einschiebt.

Die ökologische Verwertung dieses Befundes für die Hypothese Schimpers ist scheinbar berechtigt, insofern der auf nassem Mineralboden und Flachmooren vorkommende Vertreter der Gattung, Eriophorum latifolium, sich neutral verhält, während der ans Hochmoor gebundene Vertreter xeromorph ist. Doch belehrt die Untersuchung der »indifferenten« Art, E. polystachium,

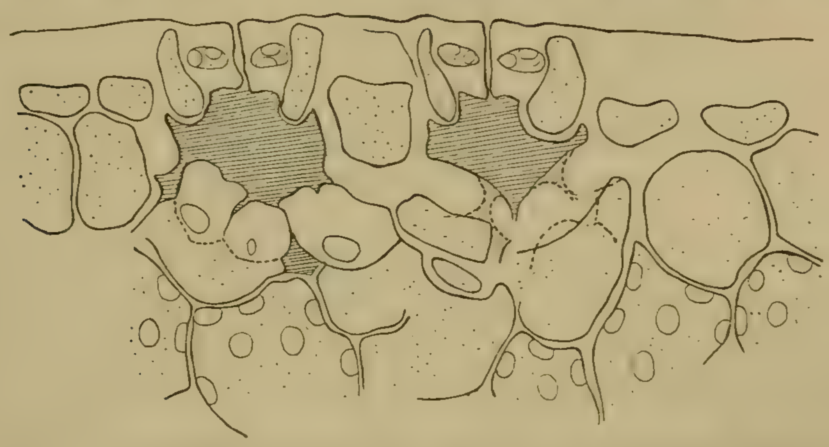


Abb. 7. Scirpus caespitosus, Halm. Querschnitt durch Atemhöhle und Spaltöffnung.

daß ein im Sinne Schimpers aus dem eben beschriebenen abgeleiteter Schluß auf »physiologische Trockenheit« der Hochmoore gegenüber den Flachmooren falsch wäre. E. polystachium besitzt nämlich bei den Individuen, die vom Flachmoor stammen, den gleichen xerophytischen Bau der Atemhöhle, den wir auch bei den Hochmoorindividuen finden. Allerdings ist die physiologische Wirksamkeit der Struktur gegenüber E. vaginatum im ganzen schwächer einzuschätzen, da die Verdickung sowohl, wie auch die Cutinisierung der »Schutzzellen« geringer ist. Übrigens führen diese hier noch Chlorophyll, wenngleich weniger als die eigentlichen Assimilationszellen. (Abb. 5 und 6).

Der Einwand, die schwächere Ausbildung der Xeromorphie bei der nicht ans Hochmoor gebundenen und damit den fraglichen induzierenden Agentien entwachsenen »indifferenten« Art E. polystachium sei im Hinblick auf E. vaginatum gerade ein Beweis für die Wirksamkeit spezifischer Hochmoorfaktoren,

wird durch die gleichfalls »indifferente« Art E. alpinum, mehr noch durch den hier anzuschließenden Scirpus caespitosus entkräftet: bei beiden sind die xeromorphen Strukturen außer-

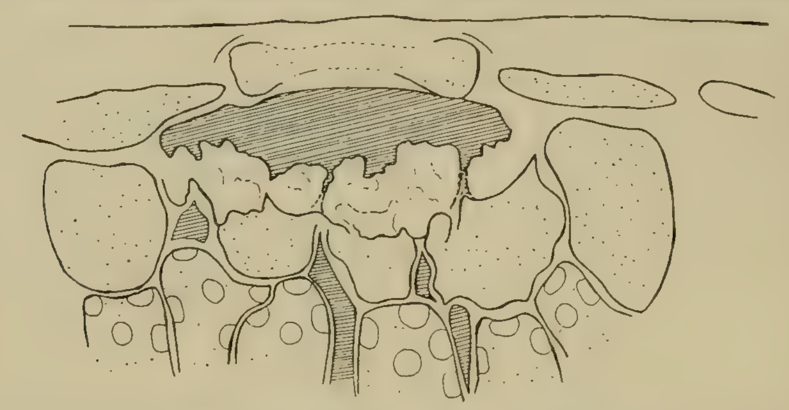


Abb. 8. Scirpus caespitosus. Halm, Längsschnitt durch Atemhöhle und Spaltöffnung.

ordentlich stark entwickelt und zwar, wie ich bei Sc. caespitosus feststellte, auf dem Flachmoor im gleichen Ausmaß wie auf dem Hochmoor! Sie übertreffen sogar noch die ausschließliche Hochmoorpflanze E. vaginatum. Eine genaue Beschreibung der beiden Formen erübrigen die Abb. 7 und 8.

3. Analogie und Homologie zwischen den xerophytischen Strukturen der wenigen, nicht immergrünen Hochmoor-Xerophyten und denjenigen gewisser australischer und afrikanischer Xerophyten.

a) Analogie.

Die Strukturen, wie sie eben von Moorpflanzen — nicht Hochmoorpflanzen — der Gattungen Eriophorum und Scirpus beschrieben wurden, erinnern auffallend an diejenigen einiger Arten der xerophilen Familie der Restionaceen, die zuerst Pfitzer (1869/70), später Gilg (1891) untersucht hat. Nach Pfitzer wurden den bei Restionaceen gefundenen offenbar physiologisch gleichwertige, analoge Strukturen der Atemhöhle entdeckt von Tschirch (1881) bei den zu den Asphodeloideae gehörigen Pflanzen Kingia australis und Xanthorrhoea hastile, von Vöchting (1873) bei Kakteen, von Volkens (1887) bei Gramineen, von Simon (1891) bei Epacridaceen, von Kihlman

(1890) bei der Cyperacee Uncinia und endlich von Rikli (1895) bei den Cyperaceen Androtrichum polycephalum und Lipocarpha Lelloviana.

Zum Vergleich verweise ich auf die Figuren dieser Autoren, um ihre weitgehende Übereinstimmung mit meinen Bildern hervorzuheben. Unsere Abb. 8 zeigt besonders die monströse Form der Außenwände und der Zellen des »Bechers« überhaupt, wodurch die Erkenntnis seines Aufbaues erschwert wird; gerade dieses Bild erinnert auffallend stark an eine von Tschirch entdeckte und abgebildete, offenbar analoge Erscheinung bei Kingia australis.

Pfitzers Deutung als Xeromorphie hat für die Angaben bei Kakteen auch Benecke (1892) als möglich hingestellt, während Westermaier (1899) noch immer den »tangentialen Trägerverband« als Schutz gegen Verzerrung betont, nachdem er schon früher (1881) die nach wenig eingehender und sehr einseitiger Untersuchung von Eriophorum nnd Scirpus caespitosus gewonnenen Bilder in dem gleichen mechanischen Sinne deutete. Seit Renner (1910) die von Pfitzer selbst bereits richtig bewerteten Atemhöhlen der Restionaceen im Zusammenhang theoretischer Erörterungen über das Ausmaß der Wirkung xerophytischer Strukturen genauer besprochen hat, kann der Nachweis der mit Cuticula überzogenen und cutinisierten »Schutzzellen« in den Atemhöhlen unserer Moorpflanzen an der Analogie wohl keinen Zweifel mehr lassen. Denn der aus theoretischen, physikalischen Gründen zwingende, experimentell allerdings nicht erhärtete Schluß auf funktionelle Übereinstimmung hinsichtlich der Wasserabgabe mit den Strukturen ausgesprochener, anerkannter Xerophyten ist doch wohl für die ökologische Deutung ein sicherer Boden und maßgebender als die nur schwer zu stärkende Annahme Westermaiers. Ganz abgesehen davon, daß wir über die für ökologische Folgerungen doch sehr wichtige Frage des Ausmaßes einer mechanischen Wirkung nichts Sicheres aussagen können, ist doch die Tatsache des Fehlens eines derartigen »tangentialen Trägerverbandes« bei den übrigen Pflanzen, die ihn aus anatomischen Gründen gleichfalls benötigen, doch einigermaßen auffallend. Umgekehrt muß gerade das Auftreten der fraglichen Struktur innerhalb der

verschiedensten, genetisch außerordentlich entfernten Familien, bei denen sie dann stets mit anderen, nicht zu bezweifelnden, xeromorphen Eigenschaften der Blatt- und Stammstruktur verbunden ist, als ein Beweis dafür gelten, daß hier eine offenbar weiter verbreitete xerophytische Konvergenzerscheinung vorliegt.

b) Homologie.

Westermaier (1881) hat sich keine Rechenschaft über die Entstehung der eigenartigen Struktur der Atemhöhle gegeben, und bei seiner Deutung läge die Ansicht nahe — zumal da er die Cuticularverhältnisse überhaupt nicht beachtet hat —, es möchten sclerenchymatische Zellen schon auf frühen Entwicklungsstadien die Atemhöhle umschließen, wie ja mechanisch wirksame Zellen von vornherein als solche angelegt zu werden pflegen. Ausgehend von den anatomischen Übereinstimmungen mit der Xeromorphie der Restionaceen durfte dagegen erwartet werden, daß frühe Entwicklungsstadien, wie dort, andere Bilder lieferten. Denn es konnte auch ein Funktionswechsel vorliegen, der uns im Verlauf der Entwicklungsgeschichte die Umbildung zu den »Schutzzellen« zeigen mußte. Und weiter konnte die Kenntnis der ontogenetischen Entwicklung der Struktur mit ihrem Ausgangspunkt, ihren Durchgangsstadien und ihrem Endpunkt uns möglicherweise einen Anhalt bieten für die phylogenetische Entstehung der Xeromorphie, also die Ökogenese selbst.

Abb. 9 und 10 entstammen Schnitten, welche dem intercalar aus der Blattscheide hervorwachsenden Halm an seinem unteren, jüngsten Teile entnommen wurden. Die Epidermisaußenwand ist sehr schwach verdickt, die Schließzellen sind soeben gebildet, ein noch kleiner schizogener Interzellularraum zeigt in Abb. 9 die spätere Atemhöhle an. Die daran angrenzenden Zellen haben gleichen Bau und Inhalt wie die übrigen Mesophyllzellen. Gleichzeitig sieht man auf dem Querschnitt die Anlage eines Sclerenchymfaserbündels, kenntlich an der geringeren Weite der Zellen und der begonnenen Verdickung ihrer Wände. Der Flächenschnitt mit der Innenseite nach oben (Abb. 10) läßt die Bildung weiter Interzellularen zwischen den die Atemhöhle be-

grenzenden Zellen erkennen. Die Größe dieser Interzellularen im Verhältnis zu den Schließzellen, deren Umrisse mit dem Spalt durchschimmern, ist gegenüber dem endgültigen Stadium besonders auffällig nnd stimmt überein mit den am aus-

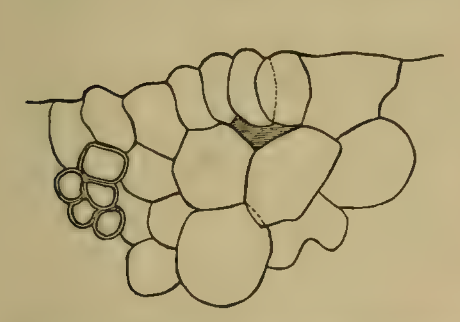


Abb. 9. Eriophorum vaginatum. Halm, Querschnitt durch Atemhöhle und Spaltöffnung von der intercalaren Wachstumszone am Grunde.

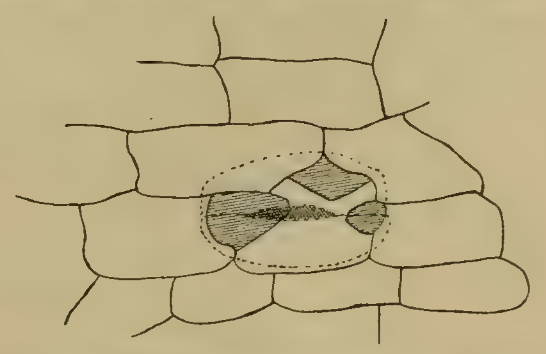


Abb. 10. Eriophorum vaginatum. Halm, Flächenschnitt von innen gesehen; von der gleichen Stelle wie Abb. 9.

gewachsenen Blatt oder Halm von E. latifolium vorhandenen Verhältnissen. Dieses frühe Stadium (Abb. 9) ist deshalb wichtig, weil es zeigt, daß die Sclerenchymzellen schon sehr früh bei der allgemeinen Differenzierung des Mesophylls gebildet werden. Sie machen keinen Funktionswechsel durch und sind schon als mechanische Zellen charakterisiert zu einer Zeit, da die späteren »Schutzzellen« der Atemhöhle noch keinerlei Spezialausbildung erfahren haben. Diese entwickeln sich vielmehr auf einem mittleren Stadium in gleicher Weise wie das umgebende Gewebe durch Ausbildung grüner Chromatophoren zu charakteristischen Assimilationszellen (Abb. 11 und 12). Auch in dieser Phase ist noch kein Unterschied vorhanden und erst im wei-

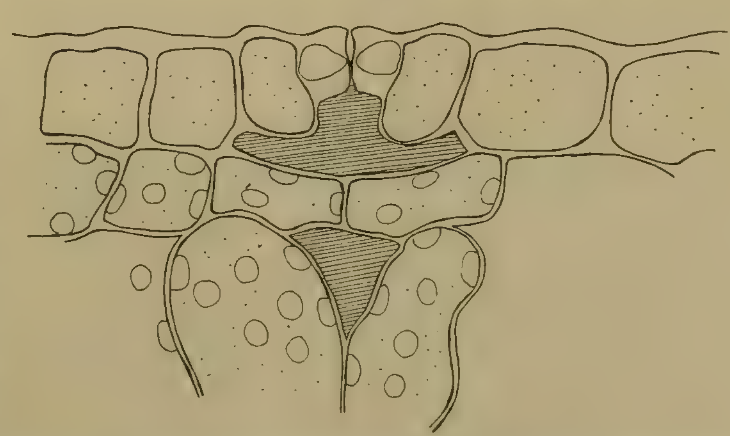


Abb. 11. Eriophorum vaginatum. Halm, Querschnitt vom Grunde, doch älteres Stadium als Abb. 9.

teren Verlauf macht er sich geltend in der geringeren Zahl der Chlorophyllkörner, die immer mehr reduziert werden, während die an die Atemhöhle grenzenden Außenwände stärker verdickt und cutinisiert werden. Gleichzeitig werden durch das Wachstum der ursprünglich mehr kugeligen Zellen und bei der einseitigen Anlagerung der Verdickungsschichten an die Außenwände und diejenigen Flanken, welche an die Interzellularräume J grenzen, diese selbst immer mehr verengert und teilweise auseinandergezogen, wie es die schematische Abb. 13 zeigt.

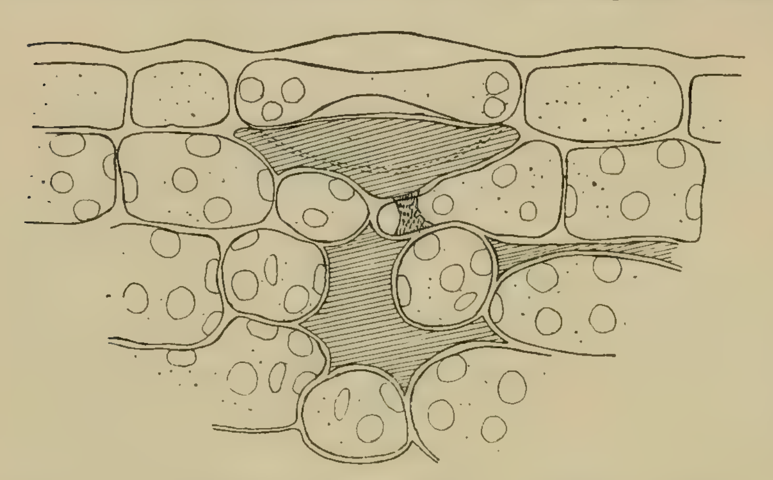


Abb. 12. Eriophorum vaginatum. Halm, Längsschnitt von der gleichen Stelle wie Abb. 13.

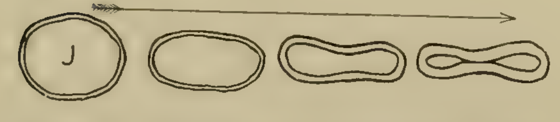


Abb. 13. Eriophorum vaginatum. Blatt, Flächenschnitt, Einengung der Interzellularen der »Schutzzellen«; schematisch.

Vergleichen wir die Entwicklung der »Schutzzellen« bei Eriophorum mit derjenigen der Restionaceen, die Pfitzer (1869/70) bei Elegia nuda studierte, so ist die Übereinstimmung vollkommen. Auch hier nehmen die stark verdickten chlorophyllfreien »Schutzzellen« ihren Ausgang von gewöhnlichen Zellen des Assimilationsparenchyms. Pfitzer betont ausdrücklich, daß sie in einem mittleren Zustand sogar noch Chlorophyll führen! Also auch hier ein auffallender Funktionswechsel von genau gleichem Ausgangspunkt, gleichen Durchgangsstadien und gleicher endgültiger Fixierung. Die Homologie der Struktur darf danach als so stark gesichert gelten, wie wir überhaupt aus der vergleichenden Entwicklungsgeschichte eines Ökologismus bei Individuen einen indirekten Schluß auf den phylogenetischen Gang der Ökogenese ableiten dürfen. Da es aber einen anderen Weg nicht gibt und wir mit

dem phylogenetischen Begriff der Homologie ja überhaupt nur unter der, freilich sehr bedingten[1], Anerkennung des sogenannten »biogenetischen Grundgesetzes« arbeiten können, so entspringt der vergleichenden Entwicklungsgeschichte unserer Xeromorphieen ein weiteres wichtiges Ergebnis: die Möglichkeit, die extremen Glieder Eriophorum vaginatum und alpinum sowie Scirpus caespitosus über Zwischenformen von ihrem mutmaßlichen Ausgangspunkte abzuleiten.

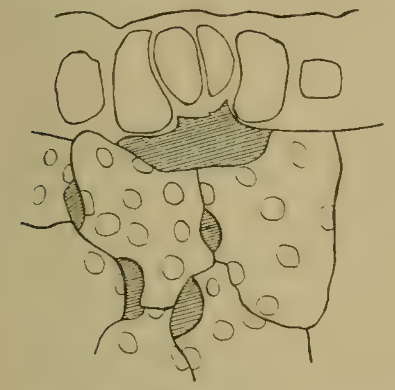


Abb. 14. Eriophorum latifolium. Blatt, Querschnitt durch Atemhöhle und Spaltöffnung.

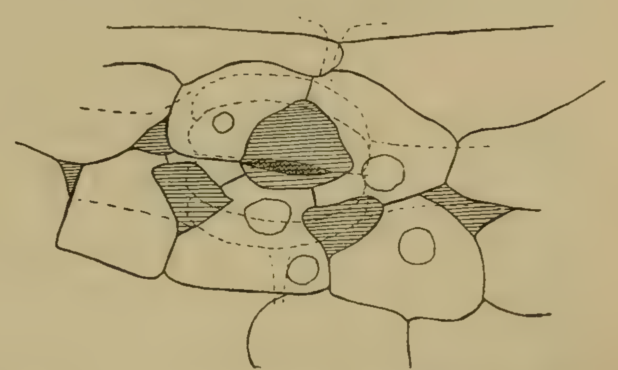


Abb. 15. Eriophorum latifolium. Blatt, Flächenschnitt, von innen gesehen.

Die ontogenetische Entwicklung zeigt nämlich, wie der Vergleich der Abb. 9 und 10 mit Abb. 14 und 15 erkennen läßt, einen phylogenetischen Ausgangspunkt, der mit dem heute bei Eriophorum latifolium gefundenen Bau der Atemhöhle vollkommen übereinstimmt, während das phylogenetisch mittlere Stadium, wie wir es nach den Abb. 11 und 12 aus dem ontogenetischen Befund fordern dürfen und dessen nächst höhere Stufe schon die Verdickungen der Außenwände besitzt, heute noch als Eriophorum polystachium erhalten wäre (Abb. 5 und 6). Diese hypothetische Entwicklungsreihe wird wesentlich gestützt durch die von Eriophorum latifolium über E. polystachium zu vaginatum und schließlich zu alpinum und Scirpus caespitosus fortschreitende Reduktion der Blattfläche bis auf reduzierte Blattstummel, die gleichfalls einen Ausdruck für die fortschreitende Xeromorphie darstellen kann.

[1]) Vgl. nur K. E. v. Baers spätere Kritik der vielfach aus seinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen gezogenen Folgerungen; auf botanischem Gebiet die Ausführungen von Schäffer (1894).

Der Einwand, die kurzen, pfriemlichen Blatt-Appendices an den Blattscheiden von Eriophorum alpinum und Scirpus caespitosus könnten ebensogut rudimentäre Organe sein, wird durch den anatomischen Befund entkräftet: die Appendices zeigen nämlich bei dem untersuchten Scirpus caespitosus eine sehr vollkommene Differenzierung, insbesondere genau die gleiche xeromorphe Ausbildung der Atemhöhle mit stark verdickten und cutinisierten »Schutzzellen«. Diese Organe können also nur als Rückbildungen verstanden werden.

III. Edaphische und historische Gründe der Xeromorphie dieser Moorpflanzen.

1. Die Kälte als ökologischer Faktor im Moor.

Die vergleichend-anatomische Untersuchung lieferte ein merkwürdiges Ergebnis: die Ericaceen, deren Xeromorphie die Voraussetzung zu Schimpers Hypothese bildete, schalten von vornherein aus, und die übrigen Hochmoorpflanzen geben mit Ausnahme der Gattung Eriophorum und Scirpus caespitosus keinerlei Anhaltspunkte für die Richtigkeit der herrschenden Meinung. Da aber die Xeromorphie dieser allein beweiskräftigen Eriophorumarten in ihrem Kern von der alten Anschauung gar nicht erkannt war, so stehen die Dinge tatsächlich heute so, daß gerade die Pflanzen, auf welche sie gar keinen Wert legte, in Wirklichkeit eine Erklärung im Sinne Schimpers fordern oder doch zu fordern scheinen, während ihre alten Paradeobjekte bei tieferem Eindringen in das Problem ihre Beweiskraft einbüßen. Es entsand nun die Frage, ob die Xeromorphie jener Cyperaceen in Vertretung der Torfericaceen als Voraussetzung einer »physiologischen Trockenheit« der Hochmoore gelten können, d. h. ob sie eine solche Erklärung verlangen.

Schon während der vergleichenden Betrachtung machten sich verschiedene Bedenken dagegen geltend, und es wurde hervorgehoben, daß die induzierenden Faktoren, falls solche überhaupt zur Erklärung der heutigen Xeromorphie erforderlich sind, was man immerhin bezweifeln kann, nur in Eigenschaften des Torfbodens an sich, nicht des Hochmoorbodens

gesucht werden können. Es kann also weder die von Schimper auf Hochmoor geltend gemachte Humussäure sein; denn diese kommt auf dem Flachmoor infolge Neutralisation durch Kalk nicht zur Wirkung, noch Dachnowskis hypothetische »bog-toxins«; denn es ist nicht einzusehen, warum gerade die paar Wollgräser in der Wasseraufnahme durch Sumpfgifte gehemmt sein sollen, die übrigen, in unmittelbarer Nachbarschaft denselben Giften ausgesetzten Pflanzen hingegen nicht. Aber auch die, beiden Formationen angeblich gemeinsamen Faktoren der starken sommerlichen Austrocknung (Volkens, 1884), die keineswegs allgemein vorkommt, oder die gar nicht vom eigentlichen Sphagnetum, sondern nur vom nackten, festen Torf als für Pflanzen gefährlich erkannte starke Wasserkapazität des Bodens (Schröter, 1908, p. 341) können keine zureichende Erklärung bilden. Eine Handhabe bietet sich erst, wenn wir erkannt haben, daß diese wenigen Hochmoorxerophyten alle ausgesprochene Frühblüher sind. Wenn schon ein induzierender Faktor gesucht werden muß, so muß er gerade nur in dieser frühen Vegetationsperiode wirksam sein, so daß die später austreibenden Gewächse nicht mehr von ihm betroffen werden.

Tatsächlich sind auf keinem Boden die edaphischen Bedingungen im Frühling während der Blütezeit dieser Typen einige Wochen lang so grundsätzlich von denen verschieden, welche die ihn besiedelnden Gewächse im Sommer beeinflussen, wie gerade auf Moorboden. In Bestätigung der Angaben von Weber (1902, p. 52) und Schröter (1908, p. 341) kann nachgewiesen werden, daß die Mehrzahl dieser Pflanzen austreibt, wächst und blüht, also Wasser aufnimmt und bei den heftigen Frühjahrsstürmen in beträchtlicher Menge abgeben muß, zu einer Zeit, da der Torf oder der halbzersetzte Sphagnumbrei der Rhizosphäre noch lange gefroren ist[1]. Daher darf wohl mit Rücksicht auf Sachs (1860) trotz Kosaroffs Angaben (1887) über Wasseraufnahme aus gefrorenem Boden und Gates' (1914) Beobachtungen, daß die Wurzeln von Andromeda calyculata auch bei einer Bodentemperatur von minus 10 Grad C. noch nicht

[1]) Dieser Zustand kann nach meinen Beobachtungen auf der schwimmenden Hochmoorinsel des Nonnenmattweihers bis zu 3 Wochen andauern!

gefroren sind, die bei frühblühenden Moorpflanzen angetroffene Xeromorphie, auch wenn wir ihr inmitten der neutralen oder gar hygromorphen Sommerflora begegnen, gerade als Beweis dafür gelten, daß jene kurze Zeit der wasserökonomischen Not genügte, um tiefgreifende Xeromorphieen hervorzurufen oder, falls sie anderswo entstanden sind, auf Torfboden zu erhalten. Im ersten Falle läge dann eine beachtenswerte Bestätigung von Kerners Gesetz des Minimums vor, wonach diejenige Vegetationsperiode für die Xeromorphie den entscheidenden formativen Einfluß ausübt, welche den Faktor Wasser im Minimum enthält, mag sie nun länger oder nur eine kurze Spanne Zeit auf den Organismus eingewirkt haben.

Eriophorum latifolium, welches die Xeromorphie vermissen läßt, erscheint bezeichnenderweise 3—4 Wochen später und dürfte kaum mehr aus gefrorenem Boden seinen Wasserbedarf mühsam erwerben. Die zu dieser Zeit, nach völligem Auftauen des Torfes, auf Mooren noch häufigen Spätfröste betreffen aus Gründen der Torf-Physik (vgl. besonders Petit, 1893 und Wollny, 1897) wesentlich nur die obersten 10 cm, die wegen starker nächtlicher Ausstrahlung beträchtlich abkühlen. Den in 20 cm Tiefe im Sphagnumtorfschlamm kriechenden Wurzeln der Eriophorumstöcke dürften sie kaum mehr schaden, zumal da ja solche Fröste überhaupt nur trockeneren Moorböden eigen sind, auf wassergetränkten hingegen aus physikalischen Gründen sich gar nicht einstellen.

Wir hätten also tatsächlich auf dem Hochmoor und, was sehr wichtig ist, auf dem Moorboden überhaupt eine »physiologische Trockenheit« anzunehmen, nur daß das Agens in seiner direkten Wirkung zeitlich eng begrenzt wäre, daß es nur einen kleinen Bruchteil der Bewohner beträfe und nicht in der »Humussäure« läge, sondern in der Kälte des Bodens. Diese Wirkung der Kälte wurde wohl zuerst besonders von Goebel (1889/91) und Kihlman (1890) als für Pflanzen ökologisch bedeutsam und Xeromorphie bedingend hervorgehoben. Beide Forscher aber stützen sich auf die bekannten Versuche von Sachs (1860) über das Erfrieren bei Temperaturen über 0°, die von Kihlman (1890, p. 89) nachgeprüft und bestätigt wurden.

Diese Art einer »physiologischen Trockenheit« erscheint also

— sehr im Gegensatz zu der von Schimper vom Hochmoor behaupteten — physiologisch hinreichend stark begründet, wenngleich eine kritische Forschung nicht übersehen darf, daß die Sachsschen Versuche ausschließlich mit exotischen Pflanzen (Cucurbita, Phaseolus, Nicotiana) angestellt wurden. Ob aber aus der Tatsache, daß bei diesen eine Herabsetzung der Bodentemperatur auf wenige Grade über 0^0 eine unter gewöhnlichen Bedingungen schon zum Welken führende Hemmung der Wasseraufnahme bedingt, so weitgehende Analogieschlüsse erlaubt sind, zumal gegenüber solchen Pflanzen, die seit undenklichen Zeiten und Generationen auf dem naßkalten Boden vegetieren, das ist doch noch sehr fraglich! Dieser Einwand trifft zwar, wenn ich recht sehe, für die oben berichteten Verhältnisse nicht zu; denn dabei handelt es sich ja nicht nur um eine Herabsetzung der Bodentemperatur auf $+ 3^0$ C, sondern um eine Wasseraufnahme aus längere Zeit gefrorenem Boden. Hingegen ist er durchaus berechtigt gegenüber der mehrfach geäußerten Ansicht, die Xeromorphie dieser oder jener Moorpflanze (z. B. Primula Auricula bei Lazniewski, 1896, p. 285ff. auf Grund interzellularen Schleimes und tatsächlich nachgewiesener äußerst geringer Transpiration) beruhe darauf, daß Moorboden überhaupt, also auch im Sommer, kalter Boden sei. Wenn aber in diesem oder ähnlichem Zusammenhang auf Angaben von Goebel an verschiedenen Stellen seiner »Pflanzenbiologischen Schilderungen« verwiesen wird, so ist dazu zunächst zu bemerken, daß die dort berichteten Vegetationsbedingungen nicht ohne weiteres auf unsere Moore übertragen werden dürfen, was Lazniewski selbst zugibt. Sodann aber fußt Goebels Erklärung der Xeromorphie mancher sumpfbewohnenden Pflanzen (1891, II. Teil, p, 11, 12, 47), wie er selbst betont, auf den Sachsschen Versuchen, die für andere, besonders nordische oder alpine oder Moorpflanzen ja nicht unbedingt beweisend zu sein brauchen. Physiologisch nachgewiesen aber ist — das behalte man wohl im Auge — eine ökologisch wirksame oder auch nur überhaupt eine Hemmung der Wasseraufnahme bei Bodentemperaturen von wenigen Graden über 0^0 meines Wissens weder für Primula Auricula noch für eine andere Moorpflanze. Die exakten physiologischen Belege für die zuletzt erörterte An-

sicht vom Einfluß des naßkalten Moorbodens ganz allgemein wären also erst noch zu liefern[1].

2. Die Eiszeit als pflanzengeographischer Faktor im Moor.

Für die Erklärung der Xeromorphie, der wenigen wirklich xerophytischen Hochmoorpflanzen, zu der sich das ganze Problem allmählich auflöst, sehe ich heute zwei Wege, die auch von Hauri (1917, p. 654), bei der Erörterung der Polsterpflanzen auseinandergehalten sind: den ökologischen und den historisch-phylogenetischen. Der erste muß offenbar mit dem Begriff der »physiologischen Trockenheit« arbeiten und sucht nach entsprechend wirksamen Faktoren des Standortes. Wir haben ihn mit sehr großen Einschränkungen betreten. Der andere hingegen läßt die Xeromorphie in früheren Zeiten und unter anderen Verhältnissen, z. B. in der Eiszeit entstanden sein; sie erhält sich unter den heutigen Verhältnissen trotz Wegfalls der sie einstmals bedingenden Faktoren an den Orten, an welchen ein ähnlicher Bedingungskomplex die Besitzer im Kampf ums Dasein besser ausgerüstet findet, als ihre Konkurrenten, oder aber allein infolge starrer Fixierung (vgl. die früher von Schwendener erwähnte und für die mit eingesenkten oder überwölbten Stomata versehenen Carices angewendete Erklärung[1]. Danach hätte also die Kälte auf den Mooren noch immer Anteil an der Zusammensetzung ihrer Floren aus hygromorphen und xeromorphen Pflanzen, doch wäre er nicht mehr formativer, sondern nur noch historisch-pflanzengeographischer Art. Da nun längst bekannt ist, daß auf Mooren alte Glacialrelikte vorkommen, handelte es sich also nur darum, nachzuprüfen, ob unter den xeromorphen Gestalten Glacialrelikte[2] vorhanden sind; auch die Zugehörigkeit zu der Rubrik: »arktisch-alpin« wäre bereits wichtig.

[1]) Hingegen braucht wohl kaum besonders betont zu werden, daß die Bedeutung der Kälte des Moorbodens als auslesendes Prinzip durch den Einwand natürlich nicht berührt wird. Es kann Kälte liebende und darum auf kaltem Moorboden sich erhaltende Pflanzen geben, die aber darum durchaus nicht in der Wasseraufnahme gehemmt oder gar xeromorph zu sein brauchen!

[2]) Daß aber umgekehrt nicht alle Glazialrelikte xeromorph zu sein brauchen, zeigt uns Scheuchzeria palustris.

Der indifferente Scirpus caespitosus ist nach Schröter (1908, p. 341) »eine uralte Glacialpflanze der Moore«. Von den xeromorphen Wollgräsern wird das zirkumpolare Eriophorum polystachium als Glacialrelikt hervorgehoben (Schröter, 1908, p. 343), während E. latifolium, die nicht xeromorphe Verwandte, im Gegensatz zu E. vaginatum mit zirkumpolarer Verbreitung in der Arktis, nach einer Angabe von Ostenfeldt aus Schröter (1908, p. 343) dort überhaupt fehlen soll. Potonié (1912, p. 55 ff.) erinnert daran, daß es »gerade die aus dem hohen Norden stammenden oder wesentlich dort heimischen Pflanzenarten unserer Moore sind, die eine Anpassung an solche kalten Böden, an Trockenheit aufweisen.« Dabei ist sowohl an die Kälte als edaphisches Agens gedacht, insbesondere in Verbindung mit austrocknenden Winden, als auch an die Eiszeit als pflanzengeographischen Faktor, insofern geologisch-historisch betrachtet »unsere boreal-alpinen Hochmoorpflanzen gerade die ältesten, ursprünglichsten Norddeutschlands sind .... Es sind lebende Zeugen einer längst verschwundenen Zeit, der Eiszeit; sie stellen gleichsam ein Stück Vorwelt dar unter den Pflanzen der Gegenwart.« (Potonié 1912, p. 57). Daß analoge Verhältnisse aus der Tierwelt der norddeutschen Moore bekannt sind, insbesondere das Vorkommen von arktischen Schmetterlingen, soll in diesem Zusammenhang wenigstens kurz erwähnt werden.

Der historische Erklärungsversuch ist also gegenüber oder auch neben dem ökologischen durchaus berechtigt. Eine Entscheidung wird kaum möglich sein, und es ist gut denkbar, daß der eine Xerophyt seine Anpassungen an gestörte Wasserbilanz gänzlich anderen Faktoren verdankt als sein heutiger Nachbar.

D. Schlußbetrachtungen.

Die Hochmoorflora hat sich uns dargestellt als eine Mischung vorwiegend hygromorpher Pflanzen mit wenigen, aber oft physiognomisch vorherrschenden, xeromorphen Gestalten. Ihre ökologischen Einrichtungen scheinen uns nach kritischer Prüfung der in Betracht kommenden Möglichkeiten bedingt: einmal durch den allgemeinen edaphischen Faktor des großen Wasserreichtums (hygromorphe Arten),

dann durch die bei manchen Formen ausgebildete Winterbeständigkeit (xeromorphe Ericaceen und wenige andere), ferner durch das in der Physik des Moorbodens begründete lange Anhalten des Eises im Frühjahr in der Rhizosphäre bei gleichzeitigem, mit Transpiration verbundenem Wachstum der Jungtriebe (Eriophorum und Scirpus caespitosus als Frühblüher) und endlich durch Erhaltung der in früheren Perioden erworbenen Strukturen auf dem Moorboden (Glacialrelikte).

Ob aber damit die Reihe der wirksamen Faktoren bereits erschöpft ist, wage ich nicht zu entscheiden. Denkbar wäre ja auch ein Einfluß hohen Kohlensäuregehaltes, wie er sich in stagnierendem Wasser bei der Vertorfung leicht bildet, und von dem Kosaroff (1897) in höherer Konzentration eine Hemmung der Wasseraufnahme beobachtet hat. Doch ist erstens damit nicht erklärt, warum gerade die Frühjahrsmoorpflanzen xeromorph sind, man müßte denn zu der Hilfsannahme greifen, daß gerade zu dieser Zeit eine Kohlensäure-Anreicherung stattfindet; dafür sind keine Unterlagen vorhanden. Sodann aber haben chemische Analysen der Bodenluft aus sämtlichen Moorformationen von Vageler (1907, siehe besonders die Tabelle auf p. 30) ergeben, daß gerade die dem Flachmoor angehörige und typische Hygrophyten wie Calla palustris; Farne und Impatiens parviflora bergende Formation des »Alnetums« einen relativ hohen Kohlensäuregehalt aufweist (Durchschnitt aus 3 Bestimmungen 2,2 Volum.-Prozent), und fast ebenso viel wie das »Molinieto-Sphagnetum« (3 %), während von der Formation »(Calluneto)-Sphagnetum«, unter 1 % CO_2 angegeben wird.

Irre ich nicht, so darf wohl mit Vageler eine Giftwirkung eines nach so wenigen Prozenten zählenden Gehaltes der Bodenluft an Kohlensäure bestritten werden[1].

Anders steht es mit dem im wassergetränkten Sphagnumtorfschlamm der Rhizosphäre der tiefwurzelnden Moorpflanzen gewiß möglichen Luft-, also Sauerstoffmangel. Zwar kann die zeitweilige oder dauernde Abwesenheit von gasförmiger Luft

[1]) Zu berücksichtigen wäre hier allerdings mehr die im Bodenwasser gelöste Kohlensäure. Untersuchungen über den Gehalt des Moorwassers der Rhizosphäre an Kohlensäure sind mir nicht bekannt geworden.

nichts beweisen; denn das Bodenwasser enthält zunächst noch Luft und damit den zur Atmung nötigen Sauerstoff gelöst. Doch mögen die kohlenstoffreichen Humussubstanzen der Torfbildung gewiß den Sauerstoff des Wassers bald zu ihrer eigenen nicht sehr weitführenden Oxydation verbrauchen[1]. Wenn zwar vergleichende Untersuchungen über den Gehalt des Moorwassers an Sauerstoff meines Wissens noch ausstehen, so muß doch wohl zugegeben werden, daß sich im nassen Sphagnetum und wassergetränkten Torfboden überhaupt leicht Sauerstoffarmut in der Rhizosphäre einstellen kann[2]. Indessen besitzen unsere Xerophyten erstens sämtlich die bekannten und bei Sumpfpflanzen fast allgemein ausgeprägten, weiten Lufträume in Blättern, Stengeln und Rhizomen, die eine Luftzufuhr zu den Wurzeln ermöglichen, sodann aber würde der Luftmangel wiederum nicht die Xeromorphie gerade der Frühjahrspflanzen erklären.

So sehr ich mich also nach anderen Faktoren umsehe — und man kann ja in diesen Fragen sich selbst kaum Einwände genug machen —, immer werde ich bei kritischer Prüfung aller in Betracht kommenden Möglichkeiten auf den edaphischen, aber zeitlich eng begrenzten Faktor der Kälte und den historischen der Eiszeit zurückgeführt. Sie erklären jedenfalls am besten — stets nach Ausschluß der immergrünen Ericaceen! — die unverkennbare Verteilung der xeromorphen Strukturen innerhalb der Hochmoorpflanzen gerade auf die Frühblüher.

In unseren Klimaten finden wir kaum eine andere Flora, deren sich teilweise widersprechende Anpassungserscheinungen ihrer Glieder an den Lebensfaktor Wasser auf scharfumrissenem und scheinbar einen einheitlichen Bedingungskomplex darbietendem Boden eine derart verwickelte Erklärung erfordert. Ein Gegenstück liefert uns allenfalls die subantarktische Flora der Kerguelen-Inseln mit ähnlicher Zusammensetzung (Mardner, 1902). Auch dort Hygrophyten mit Anpassungen an das feuchte Klima, insbesondere an die hohe

[1]) Vgl. dazu Warming (1918, p. 620) in der eben erschienenen ausgezeichneten 3. Auflage der „Ökolog. Pflanzengeographie".

[2]) Daß Sauerstoffarmut die Wasseraufnahme der Wurzeln herabsetzt, scheint aus den Versuchen von Kosaroff (1897) hervorzugehen.

relative Luftfeuchtigkeit (durchschnittlich 90%!) und dazwischen unzweifelhafte Xerophyten mit dem Habitus alpiner Polsterpflanzen. Nur historische Erwägungen lassen dieses ökologische Paradoxon enträtseln; sie sind übrigens erleichtert durch nachweisbare Veränderungen, die dieses Gebiet in der jüngstvergangenen erdgeschichtlichen Periode betroffen haben.

Die Erkenntnis, daß eine aus so verschiedenartigen Gestalten zusammengesetzte Formengemeinschaft wie die Hochmoorflora die Wirkungen sehr verschiedener Einflüsse und Faktoren, auch historischer und phylogenetischer Art, in sich bergen muß, ist noch nicht der Ausgangspunkt zu vielseitigen und fruchtbaren Arbeiten geworden. Auf die Einseitigkeit der meisten ökologischen Moorarbeiten hinzuweisen und ernstlich davor zu warnen, kann im Interesse einer baldigen umfassenden Kenntnis der gesamten Moorökologie hier nicht unterlassen werden.

Am Schlusse meiner Arbeit angelangt, habe ich zu betonen daß die theoretisch-kritische und vergleichend-anatomische Bearbeitung des Problems für sich allein natürlich nicht imstande ist, dasselbe erschöpfend zu behandeln. Zwar glaube ich nachgewiesen zu haben, daß die ökologisch-anatomischen Voraussetzungen zu Schimpers Hypothese von einer allgemeinen »physiologischen Trockenheit« der Hochmoore gegenüber den Flachmooren in keinem Fall als solche betrachtet werden können. Damit fällt die Basis weg, die den genialen Forscher zu jener Annahme geradezu zwang. Doch ruht der hypothetische Bau, wie mir scheint, noch auf einem, wenngleich morschen[1] physiologischen Grundstein. Dies geht aus einer Literaturangabe in der »Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage« hervor. Schimper stützt sich hier auf Versuche von Burgerstein (1876, p. 25), aus denen er offenbar den Schluß ableitet, die Humussäuren des Hochmoorwassers hemmten die Wasseraufnahme, wie es etwa von Salzen in höherer Konzentration oder von Giften bekannt ist.

[1]) Fitting (1911, p. 265) macht in seiner Wüstenarbeit bei der Kritik der Schimperschen Halophytenhypothese darauf aufmerksam, daß die Lehrmeinung von der „physiologischen Trockenheit" auch in bezug auf die Xeromorphie der auf sauren Böden wachsenden Pflanzen sehr wenig exakt begründet ist.

Es scheint übersehen worden zu sein, daß aus eben diesen Versuchen schon 3 Jahre vor Schimpers »Pflanzengeographie« Stenström (1895 p. 187) den gleichen Schluß abgeleitet hat, wenngleich er nicht ausdrücklich von »Humussäuren« spricht, sondern ganz allgemein von «Huminsubstanzen«. Er ist also, soweit ich sehe, der Begründer der Hypothese der »physiologischen Trockenheit« des Moorbodens, die auf im Wasser gelösten Stoffen beruhen soll. Da er übrigens selbst betont, daß Moorwasser sich in bezug auf die Salzkonzentration gerade umgekehrt verhalte wie Meerwasser, wodurch rein osmotische Einflüsse, die von Schimper, offenbar mit Recht, für die Xeromorphie der javanischen Strandpflanzen herangezogen würden, natürlich ausschalten, so bleibt nur noch eine Giftwirkung übrig.

In der Folge glaubte Blanck (1903, p. 145), die Schimpersche Hypothese wenigstens physikalisch stützen zu können, indem er zeigte, daß im physikalischen Experiment die Diffusion von Wasser durch den Gehalt des umgebenden Mediums an sauren Humusstoffen verlangsamt wird. Doch diese Ergebnisse haben sich nicht bestätigt. Minssen (1905, p. 445) bekam mit verbesserten physikalischen Methoden entgegengesetzte Resultate. Er verglich die Diffusionsgeschwindigkeit von Wasser und Salzlösungen durch einen porösen Tonzylinder bei Anwesenheit freier Humussäuren[1], organischer und Mineralsäuren und fand nirgends eine Hemmung. Minssen bestreitet auf Grund dieser Versuche, daß durch Humussäuren »physiologische Trockenheit« bewirkt werden könne.

So interessant nun diese physikalischen Versuche an sich gewiß sind, — es sollte doch nicht nötig sein, darauf besonders hinzuweisen, daß sie physiologisch rein gar nichts gegen Schimper besagen können[2]. Denn Schimper behauptet

[1]) Auf den Streit zwischen der Preuß. u. der Bayr. Moorkultur-Anstalt über die wahre chem. Natur der sog. „freien Humussäuren" (vgl. Baumann und Gully 1910/13) lasse ich mich nicht ein; denn für die behauptete physiologische Wirkung ist die Frage: „Kolloid oder Säure" nicht von Bedeutung. Im übrigen ist selbst vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus nicht recht einzusehen, weshalb die beiden Eigenschaftskomplexe so schroff gegeneinander stehen sollen; es gibt doch auch kolloidale Säuren bzw. saure Kolloide.

[2]) Leider sind entsprechende Folgerungen von seiten der botanischen Moorforschung aus diesen physikalischen Experimenten bereits gezogen worden;

doch eine Hemmung der Wasseraufnahme in lebende Wurzeln, nicht in Tonzylinder! Eine Entscheidung kann hier auf physikalischem Wege schon deshalb niemals gefunden werden, weil wir ja auch mit einer spezifischen Gift-Wirkung der Humussäuren oder sauren Kolloide auf das lebende Plasma der Wurzelzellen zu rechnen haben, die man beim Tonzylinder doch keineswegs zu finden braucht! Hier können nur exakte physiologische Versuche die Erkenntnis fördern.

Eine umfassende Bearbeitung des Problems, wie sie hier versucht wird, mußte also auch diese Seite in Angriff nehmen.

Ich stellte darum schon zu Beginn meiner Studien die eingangs der Arbeit kurz charakterisierten Versuche an. Ihre vorläufigen Ergebnisse bezüglich des Einflusses von Wasser aus der Rhizosphäre primärer Hochmoore haben die Schimpersche Hypothese nicht bestätigen können und stimmen mit dem anatomischen Befund der von der Natur selbst für uns ausgeführten »Kultur«-Versuche überein. Vielleicht darf man es als ein Zeichen der Richtigkeit der hier vorgetragenen und begründeten Auffassung ansehen, daß entsprechend der bei Ericaceen vom sekundären, verheideten Hochmoor gefundenen Xeromorphie auch Guttationsversuche mit Zea Mays-Keimlingen eine deutliche Hemmung der Wasseraufnahme ergaben, sobald stark gebräuntes Wasser aus Torfstrichen solcher sekundären Hochmoore auf die Wurzeln einwirkte. Diese gab sich im Ausbleiben der Tropfen kund und stand in offensichtlichem Gegensatz zu der Guttation der Vergleichspflanzen, die ceteris paribus unmittelbar daneben in Zwischenmoorwasser und Nährlösung standen. Da ich mich vorher überzeugt hatte, daß die Guttation tatsächlich auf Wurzeldruck beruht, so mußte aus dem Ausbleiben der Tropfen in jenem Torfwasser auf gehemmte Wasseraufnahme geschlossen werden. Bezüglich der Einzelheiten dieser, vor allem aber der Potometerversuche zur Bestimmung des Einflusses der verschiedenen Wässer auf den

vgl. Weber (1908, p. 29). Offenbar liegt hier ein Irrtum Webers vor; denn die Schimpersche Hypothese braucht, wie schon gesagt, nicht notwendig auf der Annahme eines osmotischen Einflusses der Humussäuren zu basieren. Dieser schaltet vielmehr, wie auch Jost (1913, p. 63) hervorhebt, von vornherein aus.

Bilanzquotienten der Wasserökonomie muß ich leider auf den später erscheinenden II. Teil verweisen.

Übrigens bin ich weit davon entfernt zu erwarten, die Ergebnisse der physiologischen Versuche müßten nun mit den anatomischen Befunden recht schön übereinstimmen. Diese Annahme, so berechtigt, ja notwendig sie auch auf den ersten Blick erscheinen mag, läge doch ganz im Gedankenkreis der von mir bekämpften deduktiven und spekulativen Ökologie. Wir haben ja doch erstens untersucht, inwieweit man berechtigt ist, im Sinne Schimpers von einer »entschiedenen« Xeromorphie der Hochmoorpflanzen ganz allgemein und als Voraussetzung seiner »physiologischen Trockenheit« der Hochmoore zu sprechen. Dann beschäftigte uns das physiologische Problem selbst, nämlich die direkte Einwirkung des humussauren Hochmoorwassers auf die Wurzeln d. h. die von Schimper behauptete Hemmung der Wasseraufnahme, durch die er das ökologische Paradoxon der Xeromorphie gelöst sah. Folgt nun aus der Tatsache, daß man, wie eine kritische und vergleichende Analyse gezeigt hat, die Hochmoorpflanzen weder allgemein anatomisch als Xerophyten ansprechen, noch aus ihrem Bau einen allgemeinen, edaphischen Faktor einer »physiologischen Trockenheit« ableiten darf, etwa mit Notwendigkeit, daß physiologische Versuche gleichfalls zu einem negativen Ergebnis führen? Mir scheint, durchaus nicht! Schon früher wurde im Anschluß an ein Beispiel aus Fittings Wüstenarbeit angedeutet, daß uns als xerophytische Anpassung an trockenen Boden — und einen solchen würde ja dann bei positivem Ausfall der Experimente das Hochmoor darstellen — an Stelle eigentlicher Xeromorphieen auch molekulare Ökologismen begegnen können. Und diese Seite des Problems, auf welche Fitting selbst bezüglich der Moorpflanzen hinweist, nämlich die Möglichkeit einer Erhöhung der osmotischen Saugkräfte in den Wurzelzellen[1], würde — bei wirklich nachgewiesener »physiologischer Trockenheit«! — eine dankbare Aufgabe für eine plasmolytische Untersuchung darstellen.

Wir haben uns also, ohne irgendwelche vorgefaßte Meinungen schon von der anatomischen und ökologischen Behandlung

[1]) Eine von Pfeffer (1897, p. 211) ganz allgemein als in trockenem Boden der Prüfung bedürftig erachtete Möglichkeit.

der Frage mitzubringen, dem physiologischen Problem zuzuwenden. Dabei ist weder unsere Absicht Schimper zu widerlegen, noch auch Beweise für seine Behauptung zu erbringen, sondern ganz einfach die Natur forschend zu befragen. Ihre Antwort mag entscheiden.

E. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Die willkürlich als »typisch« herausgegriffenen Ericaceen sind wirklich »typisch« nur für die Formation der »Heide« und das sekundäre »Heidemoor« Gräbners, allenfalls noch für das den Übergang vom Flach- zum Hochmoor darstellende Zwischenmoor. Für die Hochmoore sind sie es mit keinem größeren Recht als Drosera rotundifolia, Eriophorum vaginatum, Scirpus caespitosus, Menyanthes trifoliata, Viola palustris, Parnassia palustris und Scheuchzeria palustris.

2. Die xeromorphen Torf-Ericaceen sind immergrüne Pflanzen, welche Tatsache allein genügt, um die Schutzeinrichtungen der Blätter gegen starke Transpiration zu erklären.

3. Eine zwingende Notwendigkeit, für sie gerade im Hochmoor einen Faktor der »physiologischen Trockenheit« anzunehmen, liegt nicht vor.

4. Der Vergleich mit den Individuen vom Mineralboden, deren Xeromorphie dasselbe Ausmaß erreicht, weist auf einen allgemein wirksamen klimatischen Faktor hin, nicht auf einen speziellen edaphischen.

5. Die sommergrünen Torf-Ericaceen besitzen keine charakteristische Xeromorphie; der anatomische Vergleich zwischen den vom Sphagnetum stammenden Pflanzen mit denen vom Mineralboden rechtfertigt in keiner Weise die Annahme, die Hochmoorindividuen kämpften mit erschwerter Wasseraufnahme.

6. Die Torf-Ericaceen, welche die Grundlage für die Anschauung vom »Xerophytismus der Hochmoorpflanzen« und damit die Voraussetzung zu Schimpers Hypothese von der »physiologischen Trockenheit der Hochmoore« bildeten, können demnach als solche vor der Kritik nicht bestehen. Die aus ihnen abgeleiteten weitgehenden Folgerungen sind unbegründet.

7. Der Vergleich der Pflanzen vom primären, nassen Hoch-

moor (Sphagnetum) mit denen vom sekundären, austrocknenden Hochmoor (reifer Torf) zwingt uns hingegen zur Annahme eines Xeromorphie bedingenden Faktors auf dem austrocknenden Torfboden. Ob dieser atmosphärischer oder edaphischer Art ist, muß eine physiologische Analyse zeigen; für einen edaphischen Faktor spricht u. a. die große und nachgewiesenermaßen für Pflanzen gefährliche Wasserkapazität eines solchen Bodens (Wollny, 1897, p. 246).

8. Die als Kriterium der Xeromorphie häufig angeführte »Reduktion der Blattgröße« ist für das Problem des »Xerophytismus der Hochmoorpflanzen« bei einer vergleichend-anatomischen Untersuchung nicht nur ungeeignet, sondern geradezu gefährlich. Eine Reihe von vergleichend-ökologischen Beobachtungen in der Natur an der Flora der »Rillen« in Verbindung mit kritischen Erwägungen erbrachte den zwingenden Nachweis, daß die Reduktion der Blattgröße eutropher Flachmoorpflanzen auf Hochmooren von der reinen Wasserökonomie unabhängig ist und nur als Folge von Unterernährung verstanden werden kann. Der Erscheinung ist — entgegen der Behauptung von Ganong und Potonié — jeder Charakter eines Kriteriums gehemmter Wasserversorgung im Sinne Schimpers abzusprechen.

9. Der Bau der Atemhöhle verdient bei xerophytischen Erörterungen allgemein größere Aufmerksamkeit und gewinnt insbesondere für die Frage einer Xeromorphie der Hochmoorpflanzen nach Ausschluß der Torfericaceen große Bedeutung.

10. Die ökologische Anatomie der indifferenten und akzessorischen Moorpflanzen zeigt auf dem Flachmoor und Mineralboden gegenüber dem angeblich »physiologisch trockenen« Sphagnetum große Übereinstimmung. Auch hier finden sich keinerlei Anzeichen von Xeromorphie und damit einer gestörten Wasserversorgung bei den Hochmoorindividuen.

11. Die vergleichende Untersuchung ausschließlicher Hochmoor-, indifferenter und ausschließlicher Flachmoor- oder Mineralboden-Arten innerhalb mehrerer Gattungen und der Familie der Juncaginaceen bestätigt den aus früheren Vergleichen schon berechtigten Schluß, daß keinerlei Beziehungen bestehen zwischen Xeromorphie und saurem Sphagnetum gegenüber neutralem Flachmoor. Im Gegenteil sind bei einigen Gattungen sogar solche, wenn

auch nicht sehr ausgeprägt, zwischen Hygromorphie und Sphagnetum gegenüber gewöhnlichem Mineralboden zu erkennen.

12. Die nach Ausschluß der Ericaceen allein bei Eriophorum-Arten und Scirpus caespitosus aufgefundene Xeromorphie stimmt anatomisch wie auch hinsichtlich ihrer — allerdings nur theoretisch erschlossenen — physiologischen Wirkung überein mit derjenigen der xeromorphen Restionaceen und anderer Xerophyten. Insbesondere der Nachweis der Cuticularisierung der »Schutzzellen« in den Atemhöhlen spricht für die funktionelle Übereinstimmung.

13. Die Annahme Westermaiers, die betreffenden Strukturen seien ökologisch als »tangentialer Trägerverband« zum »Schutz gegen Verzerrung« zu deuten, ist anatomisch und theoretisch mangelhaft begründet. Die nachgewiesene Analogie mit einwandfreien Xerophyten sichert unsere Auffassung einer vorliegenden Xeromorphie.

14. Die vergleichende Entwicklungsgeschichte der funktionell gleichwertigen Strukturen zeigt bei den Restionaceen und unseren Moorpflanzen größtmögliche Übereinstimmung. In beiden Fällen liegt ein ökologisch gleich bedeutsamer Funktionswechsel der Zellen vor von gleichem Ausgangspunkt, gleichen Durchgangsstadien und gleicher endgültiger Fixierung. Die Strukturen sind nicht nur analog, sondern auch homolog.

15. Diese Erkenntnis gestattet bei Eriophorum die Aufstellung einer hypothetischen Entwicklungsreihe der Glieder und bietet Anhaltspunkte für die phylogenetische Entstehung der Ökogenese.

16. Die allein beweiskräftigen xeromorphen Eriophorum-Arten und Scirpus caespitosus zwingen trotz ihrer Xeromorphie keineswegs zu der Schimper'schen Annahme einer allgemeinen »physiologischen Trockenheit« der Hochmoore infolge der Anwesenheit freier Humussäuren. Die induzierenden Faktoren, wenn solche überhaupt zur Erklärung der heutigen Anpassungen erforderlich sind, können nur in Eigenschaften des Torfbodens an sich, nicht des Hochmoorbodens gesucht werden.

17. Die ausschließlich bei frühblühenden Moorpflanzen gefundene Xeromorphie verlangt unter obiger Einschränkung einen nur in der ersten Vegetationsperiode wirksamen Faktor. Wir sehen ihn in Übereinstimmung mit Weber und Schröter

in dem langen Anhalten des Eises in der Rhizosphäre der Frühjahrsmoorpflanzen bei gleichzeitigem, mit Transpiration verbundenem Wachstum.

18. Die Anwesenheit von Glacialrelikten unter den xeromorphen Gestalten rechtfertigt gegenüber oder neben dem ökologischen Erklärungsversuch die historische Erklärungsmöglichkeit, welche die Xeromorphie in der Eiszeit entstanden sein läßt und ohne den Einfluß heute wirksamer Faktoren auskommt.

19. Die Hochmoorflora stellt eine Mischung dar vorwiegend hygromorpher Pflanzen mit wenigen, aber oft vorherrschenden xeromorphen Gestalten. Ihre sich teilweise widersprechenden Anpassungen an den Faktor Wasser sind in erster Linie so zu erklären, daß das Substrat im Gegensatz zu mineralischem Boden während der Vegetationsperiode keinen einheitlichen Bedingungskomplex darbietet; sodann aber dadurch, daß an der Zusammensetzung dieser Formengemeinschaft sehr verschiedene Einflüsse und Faktoren, auch historischer Art, beteiligt sind. Ein Gegenstück findet sich in der subantarktischen Flora der Kerguelen-Inseln.

20. Die Hypothese von der allgemein wirksamen »physiologischen Trockenheit« der Hochmoore in ausdrücklichem Gegensatz zu den Flachmooren, welche von seiten der herrschenden Anschauung aus einer angeblichen und viel zu weitgefaßten Xeromorphie der Hochmoorpflanzen überhaupt abgeleitet wurde, ist trotz dem Nachweis beweiskräftiger Xerophyten auf dem Hochmoor in ihrer gesamten ökologisch-anatomischen Begründung hinfällig. Inwieweit sie hinsichtlich einer zweifelhaften physiologischen Voraussetzung berechtigt ist, diese Entscheidung möchte ich dem II., experimentell-physiologischen Teil der Arbeit vorbehalten.

Bonn am Rhein. Botanisches Institut der Universität, im Oktober 1917.

Zitierte Literatur.

1894, Altenkirch, Studien über die Verdunstungsschutzeinrichtungen in der trockenen Geröllflora Sachsens. Engl. Bot. Jahrb. 18.

1909/13, Baumann und Gully, Untersuchungen über die Humussäuren, I, II, III, IV, Mitteil. d. K. Bayr. Moorkulturanstalt. Heft 3, 4, 5. Stuttgart.

1892, Benecke, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen. Bot. Zeitg. 50.

1904, Berthold, Untersuchungen zur Physiologie pflanzlicher Organismen, II.

1903, Blanck, Über die Diffusion des Wassers in Humusböden. Landw Vers.-Stat. 58.

1917, Boysen Jensen, P., Studies on Transpiration in Highmoor Plants. Botanisk Tidsskrift. 36.

1872, Buchenau, Eigentümlicher Bau der Blattspitze von Scheuchzeria palustris. Bot. Zeitg. 30.

1876, Burgerstein, Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Transpiration der Pflanzen. 12. Jahresber. d. Leop. Gymnas. Wien.

1869, Czech, Über die Funktionen der Stomata. Bot. Zeitg. 27.

1908, Dachnowski, The Toxic Property of Bog-Water and Bog-Soil. Bot. Gaz. 46.

1910, —, Physiologically Arid Habitats and Drought Resistance in Plants. Bot. Gaz. 49.

1877, De Bary, Vgl. Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen. Leipzig.

1911, Delf, E. M., Transpiration and Behaviour of Stomata in Halophytes. Ann. of Bot. 25.

1903, Detto, Über die Bedeutung der ätherischen Öle bei Xerophyten. Flora. 92.

1904, —, Die Theorie der direkten Anpassung usw. Jena.

1911, Fitting, Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüsterpflanzen. Zeitschr. f. Bot. 3.

1902, Freidenfelt, Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. Flora. 91.

1904, Früh, J. und Schröter, C., Die Moore der Schweiz. Beitr. z. Geol. d. Schweiz. Geotechn. Serie III. Bern.

1903, Ganong, F. W., Vegetation of the Bay of Fundy salt and diked marches, an ecological study. Bot. Gaz. 36.

1914, Gates, Winter as a factor in the xerophily of certain evergreen Ericads. Bot. Gaz. 57.

1911, Gilg, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der Restionaceen. Engl. Bot. Jahrb. 13.

1889/91, Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg.

1901, Graebner, Die Heide Norddeutschlands und die sich anschließenden Formationen in biologischer Hinsicht. Engler und Drude: Die Veg. d. Erde. V. Leipzig.

1910, Graebner, Lehrbuch der allgemeinen Pflanzengeographie. Leipzig.
1845, Griesebach, Über die Bildung des Torfs in den Emsmooren. Ges. Abhdl. Leipzig 1880.
1912, Groß, Ostpreußens Moore mit besonderer Berücksichtigung ihrer Vegetation. Schriften d. Physik.-ökonom. Ges. z. Königsberg. 53, Heft II/III. Leipzig u. Berlin.
1896, Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. II. Aufl. Leipzig.
1917, Hauri und Schröter, Versuch einer Übersicht der siphonogamen Polsterpflanzen. Engl. Bot. Jahrb. Engler-Festbd.
1887, Holm, Beiträge zur Flora Westgrönlands. Engl. Bot. Jahrb. 8.
1913, Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. Jena.
1914, Kamerling, Welche Pflanzen sollen wir Xerophyten nennen? Flora. 106.
1915, Keilhack, Tropische und subtropische Moore auf Ceylon und ihre Flora. Vorträge a. d. Gesamtgeb. d. Bot., herausgeg. v. d. Dtsch. bot. Ges. Berlin.
1887, Kerner, Pflanzenleben. I. Leipzig.
1890, Kihlman, Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. Acta Soc. pro Fauna et Flora fennica. 6. Helsingfors.
1897, Kosaroff, Einfluß äußerer Faktoren auf die Wasseraufnahme. Diss. Leipzig.
1911, Kraus, Boden und Klima auf kleinstem Raum. Jena.
1903, Kroemer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibl. bot. Heft 59. Stuttgart.
1896, Lazniewski, Beiträge zur Biologie der Alpenpflanzen. Flora. 82.
1916, Linsbauer, Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungen. Flora. 109.
1902, Mardner, Die Phanerogamen-Vegetation der Kerguelen in ihren Beziehungen zu Klima und Standort. Diss. Basel.
1899, Minden, v., Beiträge zur anatomischen und physiologischen Kenntnis Wasser secernierender Organe. Bibl. bot. Heft 46.
1905, Minssen, Über die Diffusion in sauren und neutralen Medien, insbesondere in Humusböden. Landw. Vers.-Stat. 62.
1845, Mohl, v., Über das Eindringen der Cuticula in die Spaltöffnungen. Bot. Zeitg. 3.
1905/07, Moorkultur-Anstalt, Bericht der Kgl. Bayr., in den Jahren 1904, 1905, 1906. S.-Abdr. a. d. Vierteljahrschr. d. Bayr. Landwirtschaftsrates. München.
1909, Müller, K., Die Ökologie der Schwarzwaldhochmoore. Mitteil. d. Bad. Landesver. f. Naturkunde. Nr. 240/41.
1883, Nathorst, Studien über die Flora Spitzbergens. Engl. Bot. Jahrb. 4.
1913, Neger, Biologie der Pflanzen. Stuttgart.
1898, Nilsson, N. H., Einiges über die Biologie der schwedischen Sumpfpflanzen. Ber. d. bot. Ver. in Lund im Bot. Centralbl. 76.
1914, Nilsson-Ehle, H., Spaltöffnungsstudien bei schwedischen Sumpfpflanzen. Lunds Univ. Årsskr. Nach d. Ref. i. Bot. Centralbl. 37. Jahrg. 132.

1893, P e t i t , Untersuchungen über den Einfluß des Frostes auf die Temperaturverhältnisse der Böden bei verschiedener physikalischer Beschaffenheit Wollnys Forschungen a. d. Geb. d. Agrikulturphysik. 16.
1897, P f e f f e r , Pflanzenphysiologie. I, 2. Aufl. Leipzig.
1869/70, P f i t z e r , Beiträge zur Kenntnis des Hautgewebes der Pflanzen, II. Pringsh. Jahrb. f. wiss, Bot. 7.
1908/12, P o t o n i é , Die rezenten Kaustobiolithe und ihre Lagerstätten. Abh. d. K. Preuß. Geol. Landesanst. I, II, III, neue Folge, Heft 55, 55I u. 55II.
1909, —, Die Bildung der Moore. Zeitschr. d. Ges. f. Erdkunde. Berlin.
1913, —, Naturphilosophische Plaudereien. Jena.
1913, P r i n g s h e i m , E., Kulturversuche mit chlorophyllführenden Mikroorganismen, III. Zur Physiologie der Schizophyceen. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Cohn, 12.
1875, R a d l k o f e r , Monographie der Gattung Seryania.
1911, R a m a n n , Bodenkunde. 3. Aufl. Berlin.
1917, R e h f o u s , Etude sur les stomates. Dissertation. Genf.
1910, R e n n e r , Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora. 100.
1915a, —, Xerophyten. Handw. d. Naturwissenschaften. 10.
1915b, —, Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 56.
1895, R i k l i , Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen. . . . Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 27.
1914, R u s c h m a n n , Zur Ökologie von Pinguicula und Drosera. Diss. Jena.
1892, S a c h s , Über den Einfluß der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Transpiration der Pfl. Ges. Abh. I, Leipzig, aus Landw. Vers.-Stat. 1859. 18.
1860, —, Das Erfrieren bei Temperaturen über 0°. Bot. Zeitg. 18.
1894, S c h ä f f e r , Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen. Verh. d. Naturw. Ver. Hamburg, Abhdl. 13.
1898, S c h i m p e r , A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena.
1913, S c h i n d l e r , Über den Farbenwechsel der Oscillarien. Zeitschrf. f. Bot. 5.
1908, S c h l e n k e r , Das Schwenninger Zwischenmoor und zwei Schwarzwaldhochmoore in Beziehung auf ihre Entstehung, Pflanzen und Tierwelt. Mitteil. d. Geol. Abteilg. d. K. Württbg. Stat. Landesamtes.
1912, S c h m i d , G., Beiträge zur Ökologie der insektivoren Pflanzen. Diss. Jena
1907, S c h r e i b e r , H., Leitpflanzen der Hochmoore Österreichs. VIII. Jahresber. d. Moorkulturstation in Sebastiansberg, Staab.
1908, S c h r ö t e r , C., Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich.
1873/75, S c h ü b e l e r , Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania.
1889, S c h w e n d e n e r , Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen. Sitzungsber. d. K. Pr. Akad. d. Wiss. Berlin.

1854, Sendtner, Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns. München.
1891, Simon, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Epacridaceen und Ericaceen. Engl. Bot. Jahrb. **13**.
1894, Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Zeitg. **52**.
1883, —, Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standortes usw. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. **16**.
1900, —, Der Sinn der Mycorrhizenbildung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. **34**.
1912, Stark, P., Beitäge zur Kenntnis der eiszeitlichen Flora und Fauna Badens. Ber. d. Naturforsch. Ges. zu Freiburg. **19**.
1916, Steinicke, Die Algen des Zehlaubruches. Diss. Königsberg.
1895, Stenström, Über das Vorkommen derselben Arten in verschiedenen Klimaten, mit besonderer Berücksichtigung der xerophil ausgebildeten Pflanzen. Flora. **80**.
1915, Stomps, Th. J., The dunes of Lake Michigan. The Plant Worlt **18**, No. 8.
1906, Transeau, The bogs and bog flora of the Huron River Valley. Part. IV. Bot. Gaz. **41**.
1881a, Tschirch, Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. Linnaea. Neue Folge. **9**, Heft 3/4.
1881b, —, Der anatomische Bau des Blattes von Kingia australis. Abh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. 23.
1907, Vageler, Über Bodentemperaturen im Hochmoor und über die Bodenluft in verschiedenen Moorformen. Mitteil. d. K. Bayr. Moorkulturanstalt. Heft 1. Stuttgart.
1915, Vischer, W., Experiment. Beiträge zur Kenntnis der Jugend- und Folgeformen xerophiler Pflanzen. Flora. **108**.
1883, Volkens, Über Wasserausscheidungen in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen. Jahrb. d. Kgl. Bot. Gartens. **2**. Berlin.
1884, —, Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. Jahrb. d. Kgl. Bot. Gartens. **3**. Berlin.
1887, —, Flora der ägyptisch-arabischen Wüste.
1873, Vöchting, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. **9**.
1877, Waldner, Die Kalkdrüsen der Saxifragen. Mitteil. d. Naturw. Vereins f. Steiermark. Jahrg. 1877.
1896, Warming, Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Deutsche Ausgabe v. Knoblauch.
1902, —, Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 2. Aufl. d. deutschen Ausgabe, bearb. v. P. Graebner.
1909, —, Oecology of Plants. Oxford.
1918, Warming-Gräebner, Eug. Warmings Lehrb. d. ökolog. Pflanzengeographie. 3. Aufl.

1898, Weber, C. A., Bericht über die Tätigkeit des Botanikers der Moorversuchsstation seit dem Frühjahr 1894. Protokoll d. 39. Sitzung der Zentral-Moorkommission vom 14. bis 17. Dezember 1897.
1908, —, Aufbau und Vegetation der Moore Norddeutschlands. Engl. bot. Jahrb. **40**.
1902, —, Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoors von Augstumal im Memel-Delta. Berlin.
1898, Weinrowsky, Untersuchungen über die Scheitelöffnungen bei Wasserpflanzen. Beitr. z. wiss. Bot., herausgeg. v. Fünfstück.
1865, Weiss, Untersuchungen über die Größenverhältnisse der Spaltöffnungen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. **4**.
1881, Westermaier, Beiträge zur Kenntnis des mechanischen Gewebesystems, III. Monatsber. d. K. Pr. Akad. d. Wiss.
1899, —, Über die Spaltöffnungen und ihre Nebenzellen. Festschr. f. Schwendener. Berlin.
1897, Wollny, Die Zersetzung der organischen Stoffe und die Humusbildungen. Heidelberg.
912, Yapp, Spiraea Ulmaria L., and its Bearing on the Problem of Xeromorphy in Marsh Plants. Ann. of Bot. **27**.
1873, Zingeler, Die Spaltöffnungen der Carices. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. **9**.
1877, Zimmermann, Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Schenks Handb. d. Botanik. **III**, 2.

Besprechungen.

Goeldi, E. A. und **Fischer, Ed.**, Der Generationswechsel im Tier- und Pflanzenreich, mit Vorschlägen zu einer einheitlichen biologischen Auffassung und Benennungsweise. Ein Beitrag zur Förderung des höheren naturkundlichen Unterrichts und des Verständisses fundamentaler Lebensvorgänge. Mitteil. Naturforsch. Gesellsch. Bern 1916. 52 pp. 3 Tab.

Ref. hat vor kurzem (Zeitschr. für Bot., **9**, 577) eine zusammenfassende Darstellung einer Reihe von Arbeiten gegeben, die sich mit dem Generationswechselproblem beschäftigen. Er bedauert dabei, es unterlassen zu haben, auf die obigen von einem Zoologen und einem Botaniker gemeinsam gemachten Vorschläge hinzuweisen. Sie sind durch die freundliche Zusendung des einen der beiden Autoren erst jetzt zu seiner Kenntnis gekommen.

Der Stoff ist in 7 Kapitel gegliedert, von denen die 6 ersten den Zoologen Goeldi zum Verfasser haben. Allein der siebente Abschnitt, der antithetische Generationswechsel im Pflanzenreich, speziell bei den Thallophyten, stammt von Ed. Fischer. Hier finden wir eine kurze Zusammenfassung des Tatsächlichen. Als Repräsentant der primitivsten Organismen wird Olpidium Viciae gewählt und an dieses sind dann die beiden Entwicklungsreihen angeschlossen, jene mit kurzer Haplophase (Myxogasteres, pennate Diatomeen, Fucus) und jene mit kurzer, auf die Zygote beschränkter, Diplophase (Conjugaten, Chlorophyceen, Phycomyceten). Den Beschluß machen die Organismen, welche in beiden Phasen eine ansehnliche Entwicklung erreichen (Dictyota, Florideen, Ascomyceten, Uredineen). Verf. schlägt für diesen Generationswechsel, der sich in dem Alternieren eines diploiden Sporobionten und eines haploiden Gametobionten äußert, ebenso wie die früher von Ref. genannten Autoren, den Terminus »Kernphasenwechsel« vor. Das Instruktive ist aber dabei die schöne von Verf. zusammengestellte Tabelle. Hier finden sich für die einzelnen Klassen des Pflanzenreichs in klarer

Weise die entwicklungsgeschichtlich bedingten Abschnitte subsumiert unter den Bezeichnungen: Zygote, Soma des Sporobionten, Sporogonarium (Goeldi), Gonotokont (Lotsy), Tetracyte (= Lotsys »Gonen«), Soma des Gametobionten, Gametangium, Gameten.

Die gleichen Ausdrücke werden nun von Goeldi auch für das Tierreich angewendet. Und diese Zusammenfassung wird dem Botaniker deshalb besonders erwünscht sein, weil hier die Bezeichnungen häufig unschärfer angewendet sind und die jeweiligen homologen Stadien schwieriger im Einzelfalle zum Bewußtsein kommen. Die historische Übersicht über die Anwendung des Wortes: »Generationswechsel« können wir übergehen. Der Hauptwert liegt nach Ansicht des Ref. wieder in der tabellarischen Gegenüberstellung der verschiedenen Stadien. Wir sehen dabei, wie die »Protogonocyten« Waldeyers (»Stammzellen«) ebenso wie die »Archigonocyten« und die »Gonocyten« noch zum Soma des Sporobionten gehören: Goeldi faßt sie jetzt als »Gonario-Plastiden« zusammen. Die Differenzierung der ♂ und ♀ Gonaden in Testis und Ovarium sowie die Bildung der »Archispermiocyten« und »Ureier« entspricht dem Sporogonarium. Mit dem Spermatogonium resp. Ovogonium und den Spermatocyten resp. Oocyten I. Ordnung (Goeldis »Protogameten«) bezeichnet man die Jugend- resp. Altersstadien der »Gonotokonten«. Darauf kommt es zur Chromosomen-Reduktion in den Spermatocyten und Oocyten II. Ordnung (Hier wird auch der I. Richtungskörper gebildet) = Goeldis Praegameten und es entstehen die Tetracyten (Spermatiden und Eizelle). Das ganze Soma des Gametobionten ist auf die Gameten reduziert und diese führen nach ihrer Vereinigung wieder zur Zygote.

Ein besonderer Abschnitt befaßt sich noch mit den Verhältnissen bei den Protisten. Verf. benutzt sie zunächst, um ein »Entstehungsschema der sexuellen Fortpflanzung« zu geben; das wohl mit folgenden Schlagworten genügend charakterisiert ist: 1. Plasmotomie (ungeschlechtliche Fortpflanzung). 2. Plasmogamie (Vereinigung zweier Plasmakörper ohne Kernfusion und nachfolgende Trennung). 3. Karyogamie (desgl. mit Kernfusion). 4. Zusammentreten zweier »Isosporen« resp. Gameten zur Zygote. 5. Trennung in Mikro- und Makrogameten. Je nachdem Sexualakt und Reduktionsteilung nahe aneinander gerückt oder durch mehrere Zellgenerationen voneinander geschieden sind, bekommen wir dann die so verschiedenen Entwicklungsreihen mit ihren ungleich großen Sporo- und Gametobionten. Gerade bei den Protisten hat ja die »wissenschaftliche Terminologie sich bisher in einer ermüdenden Komplikation minutiöser Aufspaltung kleiner und kleinster Phasenabschnitte« gefallen. In einer besonderen Tabelle werden zur Übersicht

das freilebende Trichosphaerium (das sich genau wie das pflanzliche Olpidium verhält) und das parasitische Coccidium behandelt. Die »Agamonten« finden wir als Zygote + Soma des Sporobionten incl. Sporogonarium, die »Auxonten« als Gonotokonten, die »Agameten« als Tetracyten, die »Gamonten« als Soma des Gametobionten + Gametangium, endlich die »Gameten« = Gameten vor. Vor allem sind hier für das Auge die entsprechenden Phasen bei dem komplizierteren Zyklus einer Sporozoe (Coccidium) klar dargestellt. Ref. glaubt, daß die 3 Tabellen, in eine große zusammengefaßt, bei Vorlesungen über »Allgemeine Biologie« das beste Anschauungsmaterial über die Zusammenhänge zwischen Tier- und Pflanzenreich abgeben würden, das wir zur Zeit besitzen. G. Tischler.

Pascher, A., Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen.

Arch. f. Protistenk. 1917. **38,** 1—88.

Verf. gibt eine flott geschriebene und dank den zahlreichen Textfiguren sehr anschauliche Darstellung seiner in zahlreichen kleineren Arbeiten publizierten Untersuchungen über die Ableitung der Rhizopoden von Flagellaten. Es handelt sich aber nicht um eine vollständige Aufzählung aller Übergangsformen zwischen beiden Organismengruppen, sondern nur um die Charakterisierung der verschiedenen Etappen, in welchen sich die Entwicklung wenigstens eines Teils der Rhizopoden aus den Flagellaten vollzogen hat. Bei der Definition des Begriffs »Rhizopoden« legt übrigens Verf. nicht, wie es gewöhnlich geschieht, das Hauptgewicht auf die Fähigkeit der Pseudopodienbildung — solche kommt ja auch anderen Organismen zu — sondern auf das Vorhandensein freiliegenden Plasmas, den Mangel an Geißeln und Cilien, und die direkte Aufnahme fester organischer Körperchen.

Zunächst wird die rhizopodiale Entwicklung bei den gefärbten Flagellaten verfolgt, bei welchen dank dem Vorhandensein von Chromatophoren der Zusammenhang auch der völlig rhizopodialen geißellosen Formen mit den Flagellaten noch relativ leicht nachgewiesen werden kann. Bei der ersten Gruppe werden neben den Geißeln Pseudo- und Axopodien gebildet, auf der nächsten Etappe werden die Individuen unter Verlust der Geißeln völlig rhizopodial. Hier entstehen wenigstens noch bei der Fortpflanzung begeißelte Stadien. Bisweilen fehlen jedoch solche ganz, wodurch ein Anschluß dieser Formen an bestimmte durch ihre Begeißelung charakterisierte Flagellatenreihen unmöglich wird. Dieser kann aber zuweilen noch mit Hilfe der Assimilate festgestellt werden,

so weist z. B. der Besitz von Leukosinballen auf Beziehungen zu den Chrysomonadinen. Den Verlust der Chromatophoren führt Verf. im Gegensatz zu Doflein nicht auf Teilungshemmung der Chromatophoren zurück, wodurch zwar sofort erblich farblose Rassen entstehen, die aber in der freien Natur wenig lebensfähig sind, sondern auf die oft zu beobachtende allmähliche Verkleinerung der Chromatophoren, wobei sich der Organismus allmählich an die heterotrophe Ernährung gewöhnen kann. So sind in allen gefärbten Flagellatenreihen, und zwar auch bei Volcocalen, Cryptomonaden usw. farblose amöboide Formen entstanden. Darauf muß auch in der systematischen Anordnung dieser Organismen Rücksicht genommen werden, wobei die amöboiden Formen weil abgeleitet an das Ende der Entwicklungsreihen zu stellen sind. Daß Amöboidie kein Merkmal ursprünglicher Formen ist, ergibt sich aus der Tatsache, daß bei hochdifferenzierten Algen und Pilzen öfters amöboide Stadien auftreten.

Da es infolge des Verlustes aller Flagellatenmerkmale bei vielen Rhizopoden nicht mehr möglich ist, ihre Herkunft festzustellen, müssen solche vorläufig als polyphyletische Gruppen zusammengestellt und nach sekundären Merkmalen künstlich eingeteilt werden. Übrigens dürfen aus dem Auftreten von Schwärmern bei manchen Rhizopoden noch wichtige phylogenetische Schlüsse erwartet werden. Diese Rhizopoden-Schwärmer sind zurzeit jedoch völlig ungenügend untersucht, zeigen aber so verschiedene Organisation, daß auf verschiedenartige Herkunft geschlossen werden muß. So gleichen z. B. solche von Radiolarien zuweilen auffallend nackten Dinoflagellaten.

Verf. zieht aus seinen Ausführungen den Schluß, daß die Rhizopoden zu einem Teil von Flagellaten herzuleiten seien, gerade wie die Pilze von verschiedenen Algenreihen, während ein Teil aus einer ganz anderen Wurzel hervorgegangen sei. Demnach können die Rhizopoden nicht mehr wie bisher als Urtiere betrachtet werden. Abgesehen von den Schizophyten, deren einfache Organisation nach Verf. ebensogut eine Folge von Reduktion wie von Ursprünglichkeit sein kann, hält Verf. die Flagellaten für die ursprünglichsten Organismen, die wir kennen, und zwar trotz ihrer schon recht hohen Differenzierung.

Daß Paschers Auffassung von dem Ursprung der Rhizopoden Richtiges enthält, steht außer Zweifel. Es ist nur die Frage, wie weit die Aufteilung der Rhizopoden auf die Flagellaten noch möglich und wie groß der »unklare Rest« bleiben wird, dessen Herkunft nicht mehr festgestellt werden kann. Dies müssen die weiteren Arbeiten zeigen, die in dieser Richtung unternommen werden; daß sie interessante Resultate versprechen, beweisen die jetzt schon gewonnenen Ergebnisse.

Verfs. Ausführungen sind stark gegen Dofleins vierte Auflage des Lehrbuchs der Protozoenkunde orientiert. Er läßt ihnen noch eine achtseitige Polemik gegen Doflein folgen, Interessenten mögen diese im Original nachlesen. Senn.

Eckelmann, E., Über Bakterien, welche die fraktionierte Sterilisation lebend überdauern. Mit 6 Kurven u. 2 Taf.

Centralbl. f. Bakt. II. 1918. **48,** 140ff.

Die im landw.-bakteriologischen Institut Göttingen angefertigte Arbeit sucht die Frage zu beantworten, ob das in der Konservenindustrie vielfach recht störende Versagen der fraktionierten Sterilisation (Erhitzen in strömendem Dampf an drei einander folgenden Tagen) darauf beruht, daß innerhalb von drei Tagen die alten Sporen der widerstandsfähigen Arten noch nicht sämtlich ausgekeimt sind, oder darauf, daß schon innerhalb 24 Stunden neue Sporen gebildet werden. Verfasserin benutzte zur Impfung der zu sterilisierenden Röhrchen mit Fleischbrühe besonders Erdproben von verschiedenen Böden, ausgehend von der Tatsache, daß gerade Böden besonders häufig widerstandsfähige Sporenbildner enthalten. Das bestätigte sich denn auch hier, ohne daß allerdings in allen Bodenproben die gesuchten Sporenbildner gefunden worden wären. 18 Formen, die aus Böden, 10, die aus verdorbener Milch gezüchtet worden sind, werden beschrieben und auf den beiden Tafeln abgebildet. Die Zugehörigkeit zu einem der schon früher beschriebenen Sporenbildner ließ sich in keinem Falle feststellen; 4 Formen gehören in den Verwandtschaftskreis des Bacillus mycoides Flügge, 2 in den des B. mesentericus ruber Globig und 1 in den des B. mesentericus Flügge.

Als Ursache der Unempfindlichkeit gegen die übliche fraktionierte Sterilisation erwies sich der späte Beginn der Keimung seitens der widerstandsfähigen Sporen oder der Umstand, daß die Keimung sich über einen mehr als dreitägigen Zeitraum erstreckt. Nur gelegentlich kann auch Neubildung von Sporen ursächlich beteiligt sein. Dementsprechend erwies sich denn auch öftere (mindestens 7malige) Sterilisation an aufeinanderfolgenden Tagen unter Aufbewahrung bei Zimmertemperatur in der Zwischenzeit als sicheres Mittel, völlige Abtötung aller Keime zu erzielen.

Nach häufigem Umimpfen in flüssige Nährböden geht innerhalb von 2 bis 5 Monaten die hohe Widerstandsfähigkeit der Bakteriensporen gegen intermittierendes Kochen verloren, während sie auf festen Nährböden erhalten bleibt. Die Verfasserin führt das darauf zurück,

daß die Sporenmembran in flüssigem Nährboden an Durchlässigkeit zunimmt, wodurch die Keimung beschleunigt und dementsprechend die Resistenz geschwächt werde. Die Unterschiede in der Durchlässigkeit der Sporenmembran stellte Verfasserin fest bei Färbung mit Karbolfuchsin auf dem Deckglas und beim Entfärben durchgefärbter Sporen mit Säurealkohol; auch erwiesen sich die Sporenhäute der auf festen Nährböden gezogenen Arten als weit widerstandsfähiger gegenüber Eau de Javelle als die derselben, aber längere Zeit in flüssigen Nährböden gezogenen Formen. Beim Antrocknen der Sporen auf Erde, Sand, Kaolin gewinnen sie in wenigen Wochen ihre Widerstandsfähigkeit zurück.

Behrens.

Grüss, J., Die Anpassung eines Pilzes (Anthomyces Reukaufii) an den Blütenbau und den Bienenrüssel.

Ber. d. d. bot. Ges. 1917. **35,** 740. 1 Taf.

Verf. beschäftigt sich mit einem von Reukauf im Blütennektar zuerst gefundenen, augenscheinlich nicht gärkräftigen unechten Saccharomyceten, den er nach dem Fundort und seinem Entdecker Anthomyces Reukaufii nennt. In stickstoffreichen Nähr-(Zucker-)Lösungen bildet er ovale bis länglich ovale, mitunter langgestreckte Zellen, die mit breiter Fläche aneinander haften, während in stickstoffarmen Zuckerlösungen neben diesen eigenartige »Dreizack«-artige Sproßverbände von vier schlanken Zellen auftreten, von denen die beiden ältesten langgestreckten birnförmigen und mit schmalem Grunde aneinander haftenden den Stiel des Gebildes bilden, während der Kopf der einen Zelle zwei weitere Tochterzellen trägt, die ebenfalls am Ende kolbig verdickt und an der Basis stielförmig ausgezogen sind. Neben den typischen viergliedrigen Verbänden finden sich ähnliche von 2, 3, 5 und mehr Zellen. Diese Formen walten im Nektar der Blüten bei weitem vor. Verf. fand den Pilz auch regelmäßig an Bienen und Hummeln, die die Blüten besuchen. Aber nur die ovalen Einzelzellen und höchstens die zweigliedrigen Verbände gelangen in den Darm, die drei- und mehrgliedrigen Verbände dagegen werden in der Haarbekleidung der Zunge zurückgehalten und von da wieder leicht bei neuen Blütenbesuchen abgestreift. So wird der Pilz durch die Blütenbesucher verbreitet. Überwinterte Hummelweibchen trugen noch viergliedrige Verbände des Pilzes in den Haaren der Zunge, so daß auch das Wiedererscheinen des Pilzes in den Blüten nach dem Winter augenscheinlich auf der Tätigkeit der Hymenopteren beruht.

Verf. faßt die von ihm als Dreizack bezeichneten charakteristischen

Verbände von vier Zellen als Anpassung einerseits an den Insektenrüssel, andererseits an die Blüten auf. Ref. ist von der Richtigkeit dieser teleologischen Deutung allerdings durch die Überlegungen und Deutungen des Verf.s nichts weniger als überzeugt. Etwas abweichende Formen, die in Delphinium-Blüten und am Rüssel einer auf einem Helianthuskopf eingefangenen Hummel gefunden wurden, werden als zwei besondere Rassen unterschieden, die den Verhältnissen der beiden Blütenformen angepaßt sein sollen. Eine »durch willkürliche Zuchtwahl neu entstandene Rasse«, die Rasse retiformis, entstand nach wiederholter Überimpfung von Tetraden (Dreizackverbänden) in den Sporn neuer Linariablüten, und zwar bei der zehnten und elften Überimpfung: Es erschienen »Netzkolonien«, deren Einzelzellen meist viel kleiner waren als die der Ausgangsverbände.

Ob diese Rassen erblich fixiert sind oder sich mehr oder weniger leicht in die ursprüngliche Form zurückführen lassen, wird nicht erörtert. Nach Ansicht des Verf.s ist »bei dem Formenreichtum des Pilzes für das Darwin-Haeckelsche Gesetz der natürlichen Zuchtwahl ein großer Spielraum gegeben; bei der Rassebildung dürften aber auch äußere Einflüsse mitwirken«, unter denen genannt werden die Eigenschaften der Nährlösung, die Blüteneinrichtung, die Durchlüftung, Temperatur.

Behrens.

Harder, R., Über die Beziehung des Lichtes zur Keimung von Cyanophyceensporen.

Jahrb. f. wiss. Bot. 1917. **58**, 237—294.

Die vorstehende Arbeit stellt eine unmittelbare Fortsetzung der »Ernährungsphysiologischen Untersuchungen an Cyanophyceen, hauptsächlich dem endophytischen Nostoc punctiforme« des gleichen Verfs. dar, und ist in 4 Hauptteile: I. Vorversuche in Tageslicht, II. Versuche unter Lichtabschluß, III. Versuche mit künstlichem Licht, IV. Versuche mit farbigem Licht gegliedert; die wichtige Frage, in welcher Weise Lichtwirkung durch chemische Substratwirkung ersetzt werden kann, ist teils im I., teils im II. Hauptabschnitt, ihre theoretische Bedeutung vor allem im III. Hauptabschnitt behandelt; im Interesse der Übersichtlichkeit wäre es vielleicht angebracht gewesen, dieser Frage einen besonderen Hauptabschnitt einzuräumen.

Überhaupt erschwert die Einteilung des Stoffes den Überblick und die Beurteilung der zum Teil recht interessanten Versuchsergebnisse; die erst in der Mitte des III. Abschnittes diskutierten Fehlerquellen sind auch für das Verständnis der vorher mitgeteilten Versuchsreihen von

großem Werte und werden am Anfang der Arbeit vermißt, die »Diskussion« über das Zustandekommen der Lichtwirkung ist nicht an das Ende der Arbeit gelegt, sondern vorher in die Versuchsreihen selbst so eingeschaltet, daß z. B. die ausführlichen hypothetischen Betrachtungen über die Möglichkeit einer Reizwirkung des Lichtes vor der Wiedergabe von Versuchen, welche die Frage der Präsentationszeit berühren (S. 283, 284), und der Versuche mit farbigem Licht gebracht werden.

Im übrigen aber müssen wir dem in der schwierigen Kultur der Cyanophyceen erfahrenen Verf. für seine mühseligen Untersuchungen Dank wissen, denn jede einzelne Ablesung bedeutet eine umständliche mikroskopische Prüfung des nur wenige μ großen Sporenmaterials, das in ähnlicher Weise, wie es Verf. schon für die früher erschienenen Kulturversuche mit Cyanophyceen beschrieben hat, auf Agar- bzw. Kieselgallerteplatten ausgestrichen war. Der weitaus größte Teil der Angaben bezieht sich auf das Verhalten von Nostoc punctiforme.

Die untersuchten Cyanophyceensporen keimen auf Nährböden mit schwachem Nährsalzgehalt und ohne organische C-Quellen bei guter Reife nur im Licht, bei ungenügender Reife bis zu einem gewissen Prozentsatz auch in Dunkelheit. Sowohl weißes wie rotes oder blaues Licht löst die Keimung aus; der Einfluß künstlicher Lichtquellen wurde zur zahlenmäßigen Feststellung der zur Keimungsauslösung erforderlichen Lichtmengen benutzt, wobei sich zeigte, daß die Keimung innerhalb gewisser Grenzen der zugeführten Lichtmenge, Lichtintensität $\times$ Belichtungszeit proportional verläuft, also dem Produktgesetz folgt, wobei es sich hier allerdings nicht um Präsentations-, sondern um Reaktionszeiten handeln muß. Prinzipiell sehr wichtig, und im Vergleich zu den sonstigen und in extenso mitgeteilten Versuchsreihen nur mehr nebenbei erwähnt ist die Feststellung, daß Keimungen nur genau so lange eintreten, wie die Lichtwirkung anhält, daß also eine Nachwirkung vorhergehender Belichtung nicht feststellbar ist.

Daß die Keimung in sauerstoffreiem Raum unterbleibt, kann nicht überraschen; daß sie in luftkohlensäuerfreier Atmosphäre verlangsamt eintritt, wird vom Verf. wohl mit Recht mit der »assimilatorischen, also ernährenden Leistung« des Lichtes in Zusammenhang gebracht, indem nunmehr nur die geringen, von der eigenen Atmung zur Verfügung stehenden Kohlensäuremengen als C-Quelle in Betracht kommen. Das pro und contra einer Erklärung auf dem Umweg einer assimilatorischen Lichtwirkung einerseits und einer Reizwirkung andererseits, wobei für die letztere das Bestehen des Produktgesetzes als Hauptargument herangezogen wird, werden ausführlichst diskutiert und schließlich mit allen Vorbehalten im Sinne der ersteren Möglichkeit entschieden, womit man

sich im Hinblick auf das vorgebrachte Beobachtungsmaterial einverstanden erklären kann.

In dem Sinne einer Lichtwirkung durch direkt oder indirekt auslösend wirkende Assimilationstätigkeit sprechen neben den bereits erwähnten Feststellungen weiter vor allem die Versuche, in denen ein Ersatz der Lichtwirkung durch Kultur auf zuckerhaltigen Nährböden gelang. Ähnliches ist ja bereits von anderer Seite für Moossporen festgestellt; für die Sporen der Cyanophyceen ist der Zusammenhang zwischen keimungsauslösender assimilatorischer Lichtwirkung und entsprechender Zuckerwirkung deswegen so ohne weiteres verständlich, weil die Sporen an sich bereits grün sind bzw. vor dem eigentlichen Keimungsprozeß ergrünen; die Dunkelkeimung auf zuckerhaltigen Nährböden entspricht also durchaus dem auf zuckerhaltigen Nährböden auch in Dunkelheit erfolgenden vegetativen Wachstum der Cyanophyceen. Überhaupt weist die Keimung der Cyanophyceensporen eine ganz auffallende Übereinstimmung mit den allgemeinen Wachstumsbedingungen dieser Algen auf, und es erscheint angebracht, einmal auf den prinzipiellen Unterschied ihres Verhaltens zu demjenigen anderer Sporen, z. B. gewisser Farnsporen und der Samen bestimmter höherer Pflanzen hinzuweisen, bei denen Licht bzw. Einwirkung chemischer Stoffe zunächst nur für die Auslösung der Keimung notwendig sind, während sich die nächste Entwicklung infolge der zur Verfügung stehenden Reservestoffe zunächst unabhängig von weiterer Belichtung bzw. chemischer Behandlung vollzieht, in der späteren Entwicklung aber ganz andersartige Ansprüche an die Belichtung gestellt werden als während der Keimung. Im Gegensatz dazu ist eine Trennung von Lichtwirkung zwischen Keimungsauslösung und Wachstum der Cyanophyceen kaum möglich, so daß es theoretisch durchaus denkbar scheint, daß der erste Keimungsbeginn, wozu wir auch das vom Verf. sog. »Ansalzen« der Sporen rechnen können, unabhängig von jeder Lichtwirkung sich vollzieht, und daß Lichtwirkung und Wirkung organischer Stoffe erst das vegetative Auswachsen der Sporenzelle beeinflussen, genau so, wie die gleichen Faktoren auch weiterhin das vegetative Wachstum bestimmen. Wie schwer es gerade bei den Cyanophyceensporen ist, zwischen erstem Keimungsbeginn und sichtbarem Keimungsergebnis zu unterscheiden, zeigen am besten die praktischen Schwierigkeiten, die dem Verf. bei der Ermittelung der jeweiligen Keimprozente entgegentraten, und die sich auch für den Leser dadurch störend bemerkbar machen, daß infolge verschiedenartiger Beurteilung der angekeimten Sporen ein unmittelbarer Vergleich der verschiedenen Versuchsreihen nur mit großer Vorsicht möglich scheint.

Bei dem überaus engen Zusammenhang von Keimungs- und Wachstumsbedingungen der Cyanophyceen muß es weiter wünschenswert erschei-

nen, bei der Beurteilung der Keimungserscheinungen auch dem Prozeß der Sporenbildung und deren Abhängigkeit von äußeren Faktoren erhöhte Aufmerksamkeit zuzuwenden, ganz abgesehen davon, daß eine bessere Kenntnis der Sporenbildungsbedingungen uns, z. B. durch Anwendung plötzlicher Veränderungen der zur Erzielung der Sporen verwendeten Flüssigkeitskulturen, etwa durch reichliche Zugabe sehr stark verdünnter Nährlösung, den Vorteil eines gleichmäßigeren Sporenmaterials und damit auch gleichmäßigere Sporenkeimungsergebnisse erwarten läßt. Vor allem aber werden wir einen näheren Einblick in die vom Verf. erwähnten eigenartigen Reifeerscheinungen der Cyanophyceensporen erhoffen dürfen, die darin bestehen, daß ungenügend »ausgereifte« Sporen in geringerem Maße zur Keimung auf Lichtwirkung angewiesen sind, während sie mit zunehmendem Alter in immer höherem Maße obligate Lichtkeimer werden. Bei den Samen der höheren Pflanzen liegt die Sache bekanntlich umgekehrt, bedeutet bessere Nachreife das Auftreten höherer Keimprozente in Dunkelheit. Vielleicht von besonderer Wichtigkeit und zur theoretischen Erklärung der Keimungsverhältnisse der Cyanophyceensporen nicht herangezogen ist die Beobachtung des Verfs., daß dem jeweiligen Reifezustand der Cyanophyceensporen die Ausbildung der Sporenmembran parallel geht; daß die Sporenmembran von Bedeutung sein dürfte, dürfen wir wohl aus den Feststellungen über die keimungshemmende Wirkung der scheidenartigen Hüllen, in denen die Sporen von Nostoc punctiforme in Kettenform gebildet werden, schließen. Gassner.

Bateson, W., Root-Cuttings, Chimaeras and „sports".

Journ. of Genetics. 1916. **6**, 75—80.

Für eine Reihe von Fällen, in denen Wurzelschößlinge nach Angaben der gärtnerischen Literatur sowohl, als nach Beobachtungen von Pearson and Darwin andere erbliche Formen ergeben sollen, als die Mutterpflanze bzw. Stecklinge derselben kommt Verf. zu dem Ergebnis, daß es sich hier um Periklinalchimaeren handelt, bei denen die endogen entstehenden Wurzelschößlinge aus der zentralen Komponente hervorgehen, während das Aussehen der Ausgangspflanze von der peripheren Komponente bestimmt wird. Beobachtet hat Verf. das Hervorgehen einer gefüllten scharlach-roten Bouvardiavarietät, bekannt als Hogarth, aus einer ebenfalls gefüllten rosa bzw. rosa-weißen Varietät, Bridesmaid, durch Wurzelschößlinge. Mehr als 60 Hogarthpflanzen wurden so von Bridesmaid erzogen.

Für Fälle, wie die „Regal"-Pelargonien, welche Blüten mit merkwürdig knitterigen Petalen besitzen, ähnlich denjenigen von Winklers

S. Gaertnerianum, und welche nach Pearson durch Wurzelschößlinge die gewöhnlichen flachpetalen Kronen hervorbringen sollen, nimmt Verf. ebenfalls Periklinalchimaerennatur an. Lehmann.

Findeis, M., Über das Wachstum des Embryos im ausgesäeten Samen vor der Keimung.

Sitzgsber. kais. Akad. Wiss. Wien; math.-naturw. Kl. Abt. 1. 1917. **126.**

Honing, J. A., De invloed van het Licht op het Kiemen van de Zaden van verschillende Varieteiten van Nicotiana Tabacum.

Bull. Deli Proefstation. 1916. **7,** 1—14.

Die Verff. erstgenannter Arbeit hat die Wachstumsvorgänge eingehender verfolgt, welche die Embryonen mancher Pflanzen vor der Keimung des Samens durchmachen. Neben Arten, bei denen solches embryonales Wachstum vor der Keimung schon bekannt war, kamen auch andere zur Untersuchung, für welche diese Vorgänge neu festgestellt wurden. Unter ihnen sind zu nennen: Thalictrum aquilegifolium, Actaea spicata, Caltha palustris, Clematis Vitalba, Chelidonium majus, Fumaria capreolata. Der Zeitraum, welchen dieses Wachstum beansprucht, ist ein sehr verschiedener. Für Corydalis cava beträgt er nach den Untersuchungen der Verf. im Mindestfalle 10 Monate, bei Fraxinus excelsior 4 Monate, dagegen bei Caltha palustris nur 10, bei Fumaria capreolata 8 Tage. Die Zuwachsverhältnisse des Embryo werden durch Zeichnungen wiedergegeben. — Die äußeren Bedingungen beeinflussen nach Verf. das Wachstum in verschiedener Weise. Wasseraufnahme genügt, um den Zuwachs in den Samen von Fraxinus, Anemone, Thalictrum, Actaea, Caltha, Corydalis und Fumaria auszulösen. Bei Anemone, Thalictrum, Corydalis und Fumaria soll das Licht, bei Actaea die Dunkelheit begünstigend wirken; die Keimung selbst aber muß nicht notwendig durch dieselben Faktoren begünstigt oder ausgelöst werden, wie das embryonale Wachstum vor der Keimung. Man würde nach Ansicht des Ref. allerdings gern zum Beleg dieser Befunde etwas erweiterte Zahlenangaben sehen, bei dem besonderen Interesse, welches die mitgeteilten Vorgänge beanspruchen.

Die Arbeit von Honing geht auf den Befund Raciborskis zurück, daß die Samen des Delitabak durch das Licht bei der Keimung außerordentlich begünstigt werden. Auch von anderer Seite liegen Angaben über Lichtbedürftigkeit der Tabaksamen vor. So fand Kinzel, daß Samen von N. Tabacum zu 100% im Licht gegen 0% im Dunkeln keimen.

Auf der Deli Proefstation werden deshalb die Tabaksamen stets im diffusen Tageslicht auf Keimfähigkeit geprüft. In Gegensatz zu diesen Befunden tritt die von einer nicht näher bezeichneten Tabaksorte stammende Samenprobe Gaßners, (Ber. d. bot. Ges. 1915, S. 230—231), welche im Licht und Dunkel gleich gut keimen soll. Auf Grund der von Raciborski für verschiedene Tabakrassen im Dunkeln erzielten, untereinander etwas abweichenden Keimungsergebnisse hatte Ref. schon 1912 (Zeitschr. f. Bot. S. 473) die Notwendigkeit, verschiedene solche Tabakrassen auf ihr Verhalten zum Lichte bei der Keimung zu untersuchen, betont. Honing hat diese wichtigen Untersuchungen nun ausgeführt und gefunden, daß sich die Samen verschiedener Tabakvarietäten sehr verschieden dem Lichte gegenüber verhalten. Solchen Rassen von N. Tabacum, welche im Dunkeln nicht oder nur ganz vereinzelt keimen, wie der Delitabak, stehen andere gegenüber, die im Dunkeln recht gut, wenn auch stets erheblich weniger als im Lichte keimen; dazwischen steht eine große Anzahl mit intermediärem Verhalten.

Das vom Verf. untersuchte Material setzt sich aus 51 Samenproben zusammen, von denen 8 dem Delitabak zugehören, 6 west- und zentraleuropäischen Rassen, 14 solchen vom Balkan und Kleinasien, 21 amerikanischen Rassen entstammen und je 1 N. quadrivalvis und rustica angehören. Die geographische Herkunft spielt keine ausschlaggebende Rolle, nur keimten die Sorten vom Balkan und Kleinasien besonders häufig gut im Dunkeln. Delitabak bedurfte auch bei sehr verschiedener Herkunft und unter verschiedenen Keimungsbedingungen stets des Lichtes zur Keimung. Nur N. quadrivalis und rustica keimten gleich gut in Licht und Dunkelheit. Man könnte nun annehmen, daß die von Gaßner geprüfte unbekannte Varietät von N. Tabacum sich so extrem verhielt, wie N. rustica und quadrivalvis in den Versuchen Honings und im Licht wie Dunkeln gleich gut keimte. Auf Grund in allerletzter Zeit von Ref. angestellten Versuchen, über die a. a. O. näher berichtet werden wird, ist eine solche Annahme aber nicht wahrscheinlich und dürfte der abweichende Befund Gaßners eher in folgender Weise zu erklären sein. Ref. konnte nämlich feststellen, daß in dauernder Dunkelheit nicht oder nur spärlich keimende Samen verschiedener Varietäten von N. Tabacum nach sekundenlanger Belichtung in gequollenem Zustande nachher im Dunkeln gerade so wie bei dauernder Belichtung auskeimen. Da Gaßner die zur Keimung ausgelegten Samen offenbar wiederholt revidiert hat, so ist es nicht ausgeschlossen, ja wohl sehr wahrscheinlich, daß die kurze Belichtung bei der Revision seiner Samen die vermeintliche volle Keimung im Dunkeln vorgetäuscht hat.

Dennoch aber geht aus den Untersuchungen des Verfs. zwei Zellen

hervor, wie sehr in Zukunft die genotypische Beschaffenheit einzelner Rassen bei der Lichtkeimung zu berücksichtigen sein wird. Schon jetzt liegt in der Literatur eine Anzahl einander widersprechender Angaben über Lichteinfluß auf die Keimung vor, welche kaum alle auf den Einfluß von Reife bzw. Nachreifebedingungen und Einflüsse im Keimbett bzw. Verschiedenartigkeit der Versuchsanstellung bei verschiedenen Autoren zurückzuführen sein dürften. Als Beispiel führe ich nur Scrophularia nodosa an. Die Samen dieser Pflanze wurden von Ottenwälder stets stark lichtbedürftig gefunden. Mit demselben Material stellte gelegentlich Herr Kollege Sierp Untersuchungen an und gelangte ebenso wie ich selbst zu dem gleichen Resultat. Auch Kinzel fand die Samen von Scrophularia nodosa stets lichtbedürftig. Dagegen konnte Gaßner in der oben zitierten Arbeit im Lichte kaum mehr Keimlinge als im Dunkeln feststellen. Natürlich bleibt für diesen Fall die Ursache des verschiedenen Verhaltens zunächst noch unaufgeklärt, daß sie hier aber in ähnlicher Richtung liegen sollte, wie in dem eben erörterten abweichenden Befund Gaßners, für N. Tabacum ist aus verschiedenen Gründen nicht sehr wahrscheinlich und ein genotypischer Unterschied verschiedener Rassen ist nach den Befunden Honings durchaus nicht ausgeschlossen. Auf jeden Fall müssen wir in Zukunft mit der Tatsache rechnen, daß verschiedene Untersucher auch unter denselben Bedingungen bei gleichen Arten — ganz abgesehen von Reife und Nachreifeverhältnissen wie Keimungsbedingungen, die natürlich stets in vollem Umfange zu berücksichtigen bleiben — verschiedene Wirkung des Lichtes konstatieren werden und daß die Verwandtschaftskreise innerhalb deren der Lichteinfluß auf die Keimung der gleiche ist, hie und da sehr enge sein werden.

Lehmann.

Sperlich, A., Jod, ein brauchbares mikrochemisches Reagens für Gerbstoffe, insbesondere zur Darstellung des Zusammenhangs in der Verteilung von Gerbstoff und Stärke in pflanzlichen Geweben.

Sitzgsber. k. Ak. d. W. in Wien. Math.-nat. Kl., Abt. 1. 1917. **226**.

Verf. bringt gute Schnitte in Wasser, dem ein Jodsplitter zugefügt ist. Bei genauer Innehaltung seiner ausführlichen Vorschrift dringen Spuren des Jods ohne Schädigung des Plasmas in die Zellen ein und verwandeln die im Zellsaft gelösten Gerbstoffe im Laufe von 4 bis 24 Stunden in feste sehr widerstandsfähige braune Körper. Gerbstoff und Stärke können durch die Reaktion nebeneinander nachgewiesen werden und

der Verf. fand im Anschluß an die Untersuchungen Bertholds[1] und seiner Schüler, daß der wechselseitige Ausschluß von Stärke und Gerbstoff in ein und derselben Zelle Regel ist und daß, wenn beide Körper in derselben Zelle nebeneinander vorkommen, eine Abnahme des einen bei gleichzeitiger Zunahme des anderen unverkennbar ist. In Geweben, die aus Gerbstoff führenden und Stärke führenden Zellen zusammengesetzt sind (Bertholds differenzierte Gewebe), laufen Speicherung und Abbau der beiden Stoffe sehr häufig parallel, und in inhaltlich homogenen Geweben räumt im Laufe der Entwicklung der eine Stoff dem anderen das Feld. Der Verf. hat die Literatur berücksichtigt und ein ziemlich ausgedehntes, den verschiedensten Familien entstammendes Material untersucht. Büsgen.

Neue Literatur.

Gewebe.

Schüepp, O., Über den Nachweis von Gewebespannungen in der Sproßspitze. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **35,** 703—706.)

Physiologie.

Dernby, K. G., s. unter Pilze.
Ehrlich, F., s. unter Pilze.
Höfler, K., Die plasmolytisch-volumetrische Methode und ihre Anwendbarkeit zur Messung des osmotischen Wertes lebender Pflanzenzellen. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **35,** 706—726.)
Meyerhof, O., Untersuchungen über den Atmungsvorgang nitrifizierender Bakterien. I. Die Atmung des Nitratbildners. (Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie. *1916.* **164,** 335—427.)
—, Untersuchungen über den Atmungsvorgang nitrifizierender Bakterien. (Ebenda. *1917.* **166,** 240—281.)
Rippel, A., Bemerkungen über die vermeintliche Widerstandsfähigkeit des trockenen pflanzlichen Protoplasmas gegen wasserfreien Alkohol, Äther und andere Anästhetika. (Biolog. Centralbl. *1917.* **37,** 477—498.)
Wöltje, W., s. unter Pilze.
Zeller, S. M., s. unter Pilze.

Fortpflanzung und Vererbung.

Fischer, E., s. unter Teratologie.

Ökologie.

Grüß, J., s. unter Pilze.

Algen.

Fontell, C. W., Süßwasserdiatomeen aus Ober-Jämtland in Schweden. (Ark. f. Bot. *1917.* **14,** 68 S.)
Nakano, H., Über die Reinkultur der Chlorophyceen. (Bot. Mag. Tokyo. *1917.* **31,** [51]—[70].)

[1]) Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. I 1898, II 1904. Leipzig, Engelmann.

Bakterien.

Eckelmann, E., Über Bakterien, welche die fraktionierte Sterilisation lebend überdauern. (Centralbl. f. Bakter. II. *1918*. **48**, 140—178.)
Enderlein, G., Ein neues Bakteriensystem auf vergleichend morphologischer Grundlage. (Sitzgsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin. *1917*. 309—319.)
Meyerhof, A., s. unter Physiologie.

Pilze.

Blagaic, K., Boletus conglobatus, eine neue Species. (Hedwigia. *1918*. **60**, 10—11.)
Caesar, H., Die Pilze als Nahrungsmittel. Herausgegeben vom bad. Landesver. f. Naturk. und Natursch. Freiburg. *1917*. 24 S.)
Dernby, K. G., Studien über die proteolytischen Enzyme der Hefe und ihre Beziehung zu der Autolyse. (Bioch. Zeitschr. *1917*. **81**, 107—208.)
Ehrlich, F., Über die Vegetation von Hefen und Schimmelpilzen auf heterocyklischen Stickstoffverbindungen und Alkaloiden. (Ebenda. **79**, 152—161.)
Fischer, E., s. unter Teratologie.
Grüß, J., Die Anpassung eines Pilzes (Anthomyces Reukaufii) an den Blütenbau und den Bienenrüssel. (Ber. d. d. bot. Ges. *1917*. **35**, 746—761.)
Höhnel, E. von, Über die Perithecien der Microthyriaceen und die Gattung Meliola Fries. (Ebenda. 698—703.)
Jokl, M., Pythium conidiophorum nov. spec. (Österr. bot. Zeitschr. *1918*. **67**, 33—37.)
Killian. K., Morphologie, Biologie und Entwicklungsgeschichte von Cryptomyces Pteridis (Rebent.) Rehm. (Zeitschr. f. Bot. *1918*. **10**, 49—137.)
Paul, H., Vorarbeiten zu einer Rostpilz-(Uredineen-)Flora Bayerns. 1. Beobachtungen aus den Jahren 1915 und 1916. (Kryptogam. Forschungen. *1917*. **2**, 48—73.)
Picard, F., Sur quelques Laboulbéniales d'Europe. (Bull. Sci. France et Belgique. *1917*. 7. Ser. **50**, 440—471.)
Wöltje, W., Unterscheidung einiger Penicillium-Species nach physiologischen Merkmalen. (Centralbl. f. Bakter. II. *1918*. **48**, 97—130.)
Wollenweber, H. W., Conspectus analyticus Fusariorum. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918*. **35**, 732—743.)
—, Über Fusarium roseum Link. (Ebenda. 743—746.)
Zeller, S. M., Studies in the physiology of the Fungi II. (Ann. Missouri bot. Gard. *1916*. **3**, 439—512.)

Flechten.

Zschacke, H., Die mitteleuropäischen Verrucariaceen. (Hedwigia. *1918*. **60**, 1—9.)

Moose.

Evans, A. W., Notes on North American Hepaticae. VII. (Bryologist. *1917*. **20**, 17—28.)
—, Notes on the genus Herberta, with a revision of the specious known from Europa, Canada and the United States. (Bull. Torrey Bot. Club. *1917*. **44**, 191—222.)
Röll, J., Vierter Beitrag zur Moosflora des Erzgebirges. (Hedwigia. *1918*. **60**, 12—49.)
Stephani, F., Species Hepaticarum. *1917*. **6**, 33—64; 65—96; 97—128.)
Warnstorf, C., Übersicht der europäischen gelapptblättrigen Arten der Gattung Jungermannia L. p. p oder Lophozia Dum. (Anfang). (Hedwigia. *1918*. **60**, 54—80.)

Farnpflanzen.

Oberneder, L., Über das Vorkommen von Polystichum Lonchitis (L.) Roth zwischen Bodenmais und Rabenstein (Bayer. Wald). (Mitt. bayr. bot. Ges. z. Erforschg. d. heim. Flora. *1917*. **3**, 364—367.)

Angiospermen.

Schneider, C., Weitere Beiträge zur Kenntnis der chinesischen Arten der Gattung Berberis (Euberberis). Fortsetzung. (Österreich. bot. Zeitschr. *1918*. **67**, 15—32.)

Pflanzengeographie. Floristik.

Fontell, C. W., s. unter Algen.

Scharfetter, R., Beiträge zur Kenntnis subalpiner Pflanzenformationen. (Österreich. bot. Zeitschr. *1918*. **67**, 1—14.)

Palaeophytologie.

Schulz, A., Über prähistorische Reste des Einkorns (Triticum monococcum L.) und des Spelzes (Tr. Spelta L.) aus Süddeutschland. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918*. **35**, 726—732.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

Bernatzky, J., Anleitung zur Bekämpfung der Peronospora des Weinstocks nach den neuesten Erfahrungen und Versuchsergebnissen. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. *1918*. **28**, 1—28.)

Fischer, E., Der Speciesbegriff und die Frage der Speciesentstehung bei den parasitischen Pilzen. Genf. *1917*. 21 S.

—, Versuch über die Vererbung der Empfänglichkeit von Pflanzen für parasitische Pilze. (Verh. schweiz. natf. Ges. *1917*. **98**, 164—165.)

Hedicke, H., Neue Gallensubstrate aus dem Arboretum des kgl. Bot. Gartens zu Berlin-Dahlem. (Sitzgsber. d. Ges. natf. Freunde z. Berlin. *1917*. **2**, 174—177.)

Meisner, E., Ursache, Wesen und Formen der Hexenbesenbildung an unseren einheimischen Laub- und Nadelhölzern. (Mitt. bayer. bot. Ges. z. Erforschg. d. heim. Flora. *1917*. **3**, 377—386.)

Müller, H. C., und **Molz, E.,** Weitere Versuche zur Bekämpfung des Steinbrandes beim Winterweizen in den Jahren 1914/15 und 1916/17. (Fühlings landw. Ztg. *1917*. **66**, 417—427.)

Molliard, M., Production artificielle d'une galle. (Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris. *1917*. **165**, 160—162.)

Neger, F. W., Die Bedeutung des Habitusbildes für die Diagnostik von Pflanzenkrankheiten. (Centralbl. f. Bakter. II. *1918*. **48**, 178—181.)

Technik.

Abel, R., Bakteriologisches Taschenbuch. Die wichtigsten technischen Vorschriften zur bakteriologischen Laboratoriumsarbeit. Würzburg. *1917*. 20. Aufl. 142 S.

Verschiedenes.

Caesar, H., s. unter Pilze.

Timm, R., Zum achtzigsten Geburtstag Warnstorfs. (Hedwigia. *1918*. **60**, 50—53.)

Personal-Nachricht.

Der a. o. Professor der Botanik in Halle, Dr. W. Ruhland, hat einen Ruf als Nachfolger H. v. Voechtings an die Universität Tübingen angenommen.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.

Zur Phylogenie der Angiospermen.

Von

G. Karsten.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Wie man sich die Vorfahren der jetzt lebenden Angiospermen zu denken hat, gehört zu den noch ungelösten Fragen, wenn auch Versuche dazu von verschiedenen Gesichtspunkten aus unternommen worden sind. Zurzeit stehen sich hier wohl nur zwei Anschauungen gegenüber, deren eine von den einfachen Einzelblüten der Monochlamydeen, also unseren Kätzchenblütlern und den noch mehr vereinfachten der Casuarinen ausgeht, die an den Anfang gestellt den Ausgangspunkt für die mehr und mehr sich vervollkomnenden Blüten der Dialypetaleen bilden sollen, während die andere die Polycarpicae als die sich am besten an die Gymnospermen anschließende Reihe betrachtet, was durch den vielfach spiraligen Aufbau der Einzelblüten bestätigt zu sein scheint, und auch dadurch unterstützt werden kann, daß man jetzt wohl allgemein die Monocotylen durch Vermittelung der Helobiae von dieser Reihe ableitet.

Die erstgenannte Auffassung wird von Engler, Warming, Nawaschin, Wettstein u. a. vertreten. Besonders glücklich hat Wettstein diese Anschauungsweise dargelegt in seinem Handbuch der systematischen Botanik[1]. Ausgehend von der durch Treub zunächst aufgedeckten und als primitiver Charakter angesprochenen Chalazogamie[2] zeigt Wettstein, daß diese von Nawaschin und seiner Schule[3] insbesondere weiterverfolgte Eigentümlichkeit insofern an Verhältnisse der Gymnospermen anknüpft, als beiden ein langes endotropisches Wachstum des Pollenschlauches gemeinsam ist, welcher die männlichen Kerne ohne Hohlräume durchsetzen zu müssen an den Embryosack heranführt. Zu solchen Chalazogamen gehören nun gerade die

Casuarinen, die Betulaceen, Fagaceen, Iuglandaceen, Ulmaceen, Urticaceen — also lauter Formen, die in der Einfachheit ihrer zu Kätzchen vereinten Einzelblüten unerreicht dastehen. Wenn nun auch diese Chalazogamie als in ihrem endotropischen Pollenschlauchverlauf dem Gymnospermentypus entsprechend aufgefaßt werden kann, so ist dem doch entgegenzuhalten, daß auch bei hochstehenden Familien, wie die Rosaceen nach dieser Anschauung sein würden, in den Gattungen Alchimilla und Sibbaldia ebensolch endotropes Pollenschlauchwachstum[1] auftritt, wobei freilich zugegeben werden mag, daß beide Gattungen zu den einfachsten, in mancher Hinsicht reduziert erscheinenden Rosaceen gehören.

Als weiteres wichtiges Moment für den Anschluß gerade dieser Pflanzen an die Gymnospermen nennt Wettstein die Eingeschlechtigkeit der Blüten, die ja freilich den Gymnospermen durchweg eigen ist, auch die Anemophilie trifft im wesentlichen zu, während ich das lange Zeitintervall zwischen Bestäubung und Befruchtung nicht überall zu beurteilen vermag; bei Pinus ist ja gewiß ein langer Zeitraum eingeschoben, aber bei Picea schon kaum, bei Iuglans ist es mir nicht besonders aufgefallen, und bei Ulmus wäre das Gegenteil als sicher anzunehmen, da die Bestäubung günstigenfalls im März bei uns eintreten kann, die reifen Früchte aber bereits bei der beginnenden Belaubung Ende April vom Winde herabgeweht werden.

Besonderes Gewicht kommt nun der Überleitung der Gymnospermenblüten in diejenigen der Angiospermen zu. Der Eingeschlechtigkeit sowohl der Gymnospermen wie der angeführten Angiospermenfamilien entsprechend, wird der Aufbau der männlichen und weiblichen Blüte zunächst jede für sich vorgenommen. Aus der einfachen männlichen Infloreszenz einer Ephedra altissima läßt sich eine männliche Casuarinablüte ableiten. Die Brakteen der Infloreszenz werden zum Perigon, die zweifächrigen Antheren von Ephedra vereinigen sich paarweise zu je einer vierfächrigen Anthere eines dem Perigonblatt vorstehenden Staubblattes. Bei Vermehrung der Staubblätter in weiteren Entwicklungsstadien — wie Ephedra campylopoda und monostachya Antherenvermehrung zeigen —, werden alternierende Glieder entstehen müssen, deren Beibehaltung bei abermaliger Reduktion

aus Gründen der Blütensymmetrie und nach den Raumverhältnissen in der Knospenlage wahrscheinlicher ist, als diejenige der superponierten Glieder. Andererseits kann durch Umbildung der eingeschobenen Staubblätter in petaloide Staminodien auch das Auftreten der Krone in richtiger Alternation mit dem, dann einen Kelch darstellenden, ersten Perianth gedacht werden.

In analoger Weise soll nun aus einfachsten weiblichen Infloreszenzen mit etwa zwei weiblichen Fruchtblättern eine weibliche Einzelblüte hervorgehen, deren Fruchtblätter sich zum Fruchtknoten vereinigen. Der nun vorliegenden Schwierigkeit aus derartig konstruierten diklinen Einzelblüten die den Angiospermen entsprechenden hermaphroditen und entomophilen Blüten abzuleiten, kommt der Umstand zu Hilfe, daß bei Ephedra campylopoda in der Tat, stellenweise regelmäßig, einzelne weibliche Blüten als Abschluß männlicher Infloreszenzen auftreten, und damit Zwitterinfloreszenzen[5] entstehen. In der Tropfenausscheidung der Mikropyle liegt eine der Nektarabsonderung in einem Nektarium entsprechende Tatsache vor, die bei den Zwitterinfloreszenzen von Ephedra auch zum reichlichen Besuch fliegender Insekten geführt hat, die einmal den gebotenen Nektar gierig aufsaugen, andererseits den freiliegenden Pollen als Nahrung mit sich nehmen[6]. Gleichzeitig würden die leuchtend gelben Antheren einen wirksamen Schauapparat bieten können. Dieser von Wettstein so vollständig durchgeführte Versuch einer morphologisch verständlichen und ökologisch wahrscheinlichen Ableitung der hermaphroditen Angiospermenblüte von Gymnospermeninfloreszenzen hat etwas Bestechendes, obgleich die weitere Herleitung der den Polycarpicae angehörenden Formen von den Verticillaten auf Schwierigkeiten mannigfacher Art stößt.

Daher lohnt es sich auch, die andere oben angeführte Möglichkeit, diese Polycarpicae selber an den Beginn des Systemes zu setzen, einer eingehenden Betrachtung zu unterziehen. Daß sie diejenige Reihe darstellen, die im Brennpunkt aller Ableitungsmöglichkeiten sich befindet, wird kaum geleugnet werden können. Ihre Blüten mit so vielen Variationen spiraligen Aufbaues, die langgestreckte Blütenachse, die zahlreichen Staubblätter und nicht zuletzt die apocarpen Fruchtblätter bieten Anhaltspunkte

für morphologisch begründete Ableitungen, die teils bei dieser, teils bei jener Familie der großen Reihe in Erscheinung treten.

So ist es denn nicht verwunderlich, daß auch hier verschiedentlich der Hebel angesetzt worden ist, des Rätsels Lösung zu finden. Der Schrittmacher für den Anschluß der Polycarpicae an die Gymnospermen, resp. an ihre Vorfahren, ist seit langer Zeit H. Hallier, der in zahlreichen Veröffentlichungen[7] immer wieder auf den Versuch zurückkommt alle Angiospermen von dieser Reihe herzuleiten. »Von den Polycarpicae strahlen sämtliche übrigen Reihen in verschiedenen Richtungen auseinander, nach oben zu, schließlich in solchen Reduktionsformen endend wie einerseits die Köpfchenblütler, andererseits die an Windbestäubung angepaßten Kätzchenblütler.« Eine umfangreiche zustimmende Besprechung der ersten Arbeit hat Senn[8] veröffentlicht, die aber auch hier und da mit berechtigter Kritik einsetzt. Auf dem Boden dieser Hallier'schen Ableitungstheorie stehend, haben dann Arber und Parkin[9] ihren bekannten Versuch unternommen die Polycarpicae auf die ausgestorbene Familie der Bennettiten zurückzuführen, wie sie auf Grund erheblich erweiterten Materials durch Wieland[10] bekannt geworden war.

Wenn nun auch zugegeben werden kann, daß viele gemeinsame Baumerkmale die Bennettiten als Vorläufer von Angiospermenblüten kennzeichnen möchten, so das wohlausgebildete Perianth, die zentrale oberständige Stellung der Fruchtblätter über den Staubblättern, so muß sowohl die Ausbildung wie die Stellung der Staubblätter ernste Bedenken erwecken, ob die Bennettiten gerade als Vorläufer der Polycarpicae sich eignen. Denn bei keinem anderen Blütenorgan ist die Spiralanordnung innerhalb der Polycarpicae so gut durchgeführt, wie gerade bei den Staubblättern, und diese allein stehen bei den Bennettiten in Quirlen. Derartige Bedenken sind ja offenbar auch Arber und Parkin aufgestiegen, und sie suchen die Abweichung damit zu erklären, daß die Bennettiten als frühzeitig von der Hauptabstammungslinie der Angiospermen abgezweigt aufzufassen seien. Wenn damit also von den Vertretern der Theorie selbst zugegeben wird, daß eine direkte Abstammungslinie nicht vorliegt, so glaube ich auch auf einem anderen Wege eine Ableitung der Polycarpicae versuchen zu dürfen und möchte vorher nochmals diejenigen

Merkmale der Reihe aufführen, die Anspruch darauf machen können, als von den Ahnen seit Alters her überlieferte, als Anzeichen hohen Alters der Polycarpicae zu gelten.

Nehmen wir vorerst anatomische und morphologische Tatsachen, die für die Primitivität der Polycarpicae in ihrem gesamten Umfange sprechen, ohne jedoch allen Gliedern gleichmäßig zukommen zu müssen, so lassen sich verschiedene derartige Merkmale nennen.

Ein wichtiges anatomisches Merkmal ist darin zu erblicken, daß vier Gattungen Drimys und Zygogynum (Magnoliaceae), Trochodendron und Tetracentron (Trochodendraceae) durch den Mangel echter Gefäße im Holze den Gymnospermen sich nähern. Freilich sucht Wettstein[11], gestützt auf eine Arbeit von P. Groom[12], den systematischen Wert dieser Tatsache herabzusetzen; da Groom nachweisen konnte, daß der tracheidale Bau dieser immergrünen Bäume zur Verminderung ihrer Transpirationsgröße dient, so sei der Holzbau durch seine ökologische Bedeutung für diese Pflanzen hinlänglich begründet. Wozu diese Bäume dessen bedürfen, ist freilich nicht ganz klar, da z. B. Drimys die feuchtesten Wälder des kalttemperierten Feuerlandes bildet, wie folgender Beleg aus Schimper's Pflanzengeographie[13] beweist: »Es gibt wohl kaum irgendeine Gegend der Welt — die feuchtesten Gebiete der Tropen nicht ausgenommen — die eine üppigere Moosvegetation als die niederschlagreichsten Teile unseres Gebietes aufweisen«. Wenn nun selbst einige physiologische Bedeutung für den Bau zugegeben werden mag, so ist damit die systematische Wertung keineswegs ausgeschlossen, was ja drastisch damit erwiesen wird, daß die dort mit Drimys zusammen lebende Fagus betuloides ruhig ihren Gefäßbau beibehalten konnte. Somit muß man doch einen verhältnismäßig tiefstehenden anatomischen Bau dieser auf tracheidales Holz beschränkten Polycarpicae anerkennen.

Die morphologischen Merkmale primitiver Organisation beziehen sich zunächst auf die Blüten. Da kommt als erstes Moment eine verhältnismäßig lange Blütenachse in Betracht, mit einer großen Zahl von einzelnen Blütengliedern besetzt, die in durchweg spiraliger Anordnung stehen. Beispiele dafür bieten alle Nymphaeaceen, Magnoliaceen,

von den Ranunculaceen besonders Myosurus; bei den Anonaceen Monimiaceen und Calycanthaceen ist die lange Blütenachse abgeflacht und in eine horizontale Scheibe oder einen vertieften Blütenboden umgewandelt, also eine abgeleitete Form mit im übrigen ebensolchem Verhalten der Einzelglieder.

Diese Einzelglieder sind untereinander frei, insbesondere die Fruchtblätter völlig apocarp. Die Nymphaeaceen, Magnoliaceen, Anonaceen, — bei denen jedoch bei einigen Formen wie Xylopia und Oxymitra der innere Periantkreis verwachsene Blätter aufweist — ferner Ranunculaceen, Calycanthaceen und Monimiaceen stimmen in diesem Merkmal überein.

Ferner sind die Blüten strahlig, die bei den Ranunculaceen sich findenden zygomorphen Formen sind abgeleitet, sonst kommen in der Reihe nur strahlige Blüten vor. Dabei ist die Trennung der Blüten von der vegetativen Sphäre des Sprosses nicht scharf. Bei Anemone (Hepatica), Paeonia, Eranthis unter den Ranunculaceen, bei Calycanthus und Chimonanthus unter den Calycanthaceen gehen die Hochblätter oder obersten vegetativen Blätter mit in die Blütenbildung ein. Hier wie auch bei den Nymphaeaceen, Magnoliaceen und den Gattungen Caltha, Trollius und anderen Ranunculaceen fehlt jede scharfe Sonderung zwischen Kelch und Kronblättern, sie gehen allmählich ineinander über. Auch versehen die Kronblätter andere Funktionen, z. B. als Nektarien bei Helleborus, Eranthis; die Blütenhülle ist also noch anpassungsfähig.

Auch die Form der Staubblätter ist außerordentlich plastisch, sie tragen über den Antheren ein mehr oder minder großes blattartiges Stück des Konnektives oder der Staubblattachse. Wie bei Victoria und Nymphaea, Magnoliaceen, Himantandra, Anonaceen, Podophyllum unter den Berberideen, Calycanthaceen und einigen Monimiaceen. Sie werden in großer Zahl petaloid und staminodial bei Calycanthaceen, Eupomatia unter den Anonaceen, ebenso bei Victoria, auch bei Magnoliaceen (Kadsura).

Die durchweg apocarpen Fruchtblätter sind direkt auf ihrem Scheitel zu pollensammelnden Narben geworden, ein Griffel fehlt also vollkommen; nur bei den Calycanthaceen und einigen Monimiaceen zwingt die vertiefte Form des Blütenbodens zur Entwicklung von Griffeln auf den einzelnen Fruchtblättern.

Weitaus die Mehrzahl der Polycarpicae sind holzige Bäume oder Sträucher, nur bei den Ranunculaceen überwiegen die Stauden und Kräuter, auch Podophyllum gehört zu den Stauden.

Die Blätter sind, wiederum mit Ausnahme der Ranunculaceen, meist derb, lederig und ganzrandig, sie stehen bei den Magnoliaceen, Calycanthaceen, Anonaceen, auch Myristicaceen gehäuft an den Zweigenden oder unter den gipfelständigen strahligen Blüten.

Zieht man endlich noch ökologische Merkmale hinzu, so sind die Angehörigen der Nymphaeaceen, Magnoliaceen, Anonaceen, Ranunculaceen, Calycanthaceen und Monimiaceen wohl durchweg auf Tierbestäubung eingerichtet, nur bei den Menispermaceen kann man zweifelhaft sein, ob die unscheinbaren Blüten nicht vielleicht anemophil sind. Daß nach Burck[14] einige Anonaceen autogam geworden sind, kann die Tatsache des im allgemeinen auf Entomophilie eingerichteten Blütenbaues nicht beeinträchtigen.

Nach den Beobachtungen von Rattray[15], die in einer Arbeit von Diels[16] angeführt werden, ist für kapländische Cycadeen, nämlich Encephalartos Altensteinii und Encephalartos villosus eine regelmäßige Bestäubung durch Käfer festgestellt worden. Somit ist für eine weit ältere Gymnospermenfamilie als die bisher allein als entomophil erkannten Gnetaceen Insektenbestäubung gefunden, und man kann daher Anemophilie und Entomophilie als gleichalte Bestäubungsweisen auffassen. Rattray schildert, daß Käfer aus der Gattung Phlaeophagus durch den starken Duft der blühenden männlichen Zapfen angelockt werden, hier leben sie vom Pollen, paaren sich und die Weibchen wissen durch ihren Fortpflanzungsinstinkt geleitet die geruchlosen weiblichen Pflanzen zu finden, in deren Samenanlagen sie die Eier ablegen, wobei die Bestäubung erfolgt. Es scheinen sämtliche Samenanlagen bestäubt und befruchtet zu werden, doch entwickelt sich der Parasit in 30—100 % von ihnen. Trotz dieser massenhaften Zerstörung ist aber die Pollenübertragung durch die Käfer die einzige Möglichkeit für Samenansatz und Fortpflanzung der Encephalartospflanzen. Von Interesse ist, daß die ebendort heimische Stangeria Katzeri völlig anemophil ist, dabei aber viel weniger Samenanlagen ihrer Zapfen bestäubt erhält.

In der genannten Arbeit von Diels wird dann die von Alex. G. Hamilton beobachtete Bestäubung von Eupomatia laurina geschildert, die ebenfalls durch Käfer erfolgt, die die Futtersäume der Staminodien zur Nahrung erwählt haben. Nach erfolgter Bestäubung fällt hier der gesamte Ring der azyklisch stehenden Staubblätter und Staminodien mit den daransitzenden Käfern zu Boden.

Durch den Eupomatia ähnlichen Blütenbau von Calycanthus wird Diels dann veranlaßt diese Blüten genauer zu beobachten. Es fand sich an den innersten Blättern der Blütenhülle und an der Spitze der Staubblätter ein vom sonst dunkelroten Gewebe sich lebhaft abhebendes zartes weißes Spitzchen, das nach seinem Gehalt an fettem Öl und Eiweiß dem Futtersaum von Eupomatia-Staminodien vergleichbar erschien, und es gelang Diels auch Käfer beim Besuch der Calycanthusblüte zu beobachten und diese weißen Spitzchen fressen zu sehen, während alles andere von ihnen unbeachtet blieb. Daraus ergibt sich die Wahrscheinlichkeit des Käferbesuches bei Calycanthus in ihrer Heimat. Zum Schlusse weist Diels auf die Bedeutung dieser ökologischen Beobachtungen für die Auffassung der Phylogenie der Angiospermen hin, da einmal die ältesten Gymnospermen von Käfern bestäubt werden, da ferner die Coleopteren die ältesten Blumen besuchenden Insekten sind, und man berechtigt ist, ein der jetzt herrschenden Proportionalität zwischen Angiospermenblume und zur Bestäubung dienenden Insektenklassen analoges Verhältnis für die früheren Erdperioden, speziell die Kreidezeit anzunehmen, wo die Coleopteren weit stärker als die jetzt überwiegenden Dipteren, Hymenopteren und Lepidopteren entwickelt waren, so dürfte Kantharophilie damals weit verbreitet gewesen sein. Eupomatia und Calycanthus wären also neben den Encephalartosarten noch Zeugen dieser Vergangenheit, wohin speziell Calycanthus im Bau der Blüten ja auch morphologisch schon zu deuten scheine, vermöge der bei ihr noch vollkommen erhaltenen Übergangsformen von Laubblättern in Hochblätter und Staubblätter, von Trophophyllen zu Sporophyllen.

Den soweit wiedergegebenen Gedankengängen von Diels hatte ich in einem Referat[17] nur das Bedenken anfügen zu müssen geglaubt, daß doch die embryologische Entwicklung darüber

nicht vernachlässigt werden dürfe. Denn, wenn ein dem von Wettstein hauptsächlich in den Vordergrund geschobenen parallelen Entwicklungsgang des Gymnospermen- und Angiospermen-Pollenschlauchverlaufes gleichwertiges entwicklungsgeschichtliches Moment fehlt, so bleibt eine erhebliche Lücke im Beweismaterial für die Primitivität der Polycarpicae übrig.

Hier schien es nun übel um die Polycarpicaetheorie bestellt zu sein. Und Diels drückt seinen Zweifel aus, ob, nachdem von Strasburger[18] bei Drimys, bei den Anonaceen von Oes[19] und bei Magnolia von Manneval[20] lediglich der übliche Angiospermenembryosack in stereotyper Entwickelung gefunden sei, überhaupt dieser Weg zum Ziele führen könne.

Dieser pessimistischen Ansicht vermag ich nicht zuzustimmen, und wenn auch die nächstliegenden Familien primitive Merkmale in der Embryosackentwickelung nicht aufweisen, so war durch die Hinweise Diels' auf Eupomatia und Calycanthaceen eine weitere Möglichkeit eröffnet, die es galt wahrzunehmen. So veranlaßte ich Herrn Stud. Peter auf Grund eines Monimiaceen-Materiales (Kibara coriacea hort. Bogor) und der aus dem Garten erhältlichen Calycanthusarten die embryologische Untersuchung vorzunehmen, und als sich ein günstiges Ergebnis zu zeigen begann, erbat ich Eupomatia-Material von Herrn Prof. Dr. Diels und später Chimonanthus praecox von Herrn Prof. Dr. Jost. Beiden Herren danke ich bestens für die bereitwillige Zusendung. Die Arbeit des Herrn Peter ist inzwischen soweit gefördert, daß ich sagen kann, abweichend von dem typischen Verhalten der bisher untersuchten Polycarpicae hat sich bei Calycanthus florida und Chimonanthus praecox ein sehr umfangreiches sporogenes Gewebe gefunden und bei Calycanthus ist es derart gestaltet, daß der junge Nucellus, dessen inneres Integument etwa halbe Höhe erreicht hat, einem Gymnospermen-Makrosporangium mit zahlreichen im Diakinesestadium befindlichen Makrosporen-Mutterzellen zum Verwechseln ähnlich ist.

Oft bleibt nur eine einzige Wandschicht zunächst erhalten, den ganzen Innenraum füllen die überaus zahlreichen Makrosporenmutterzellen aus. Die beistehende Abb. des Herrn Peter zeigt nun, daß von diesen Makrosporenmutterzellen zahlreiche auch in weitere Entwickelung eintreten. Die Abb. 1a enthält

zunächst noch zwei seitlich gelegene in je vier Teile bereits zerfallene Embryosackmutterzellen; in der Mittellinie außerdem aber zwei Asterstadien von überlebenden Embryosackzellen.

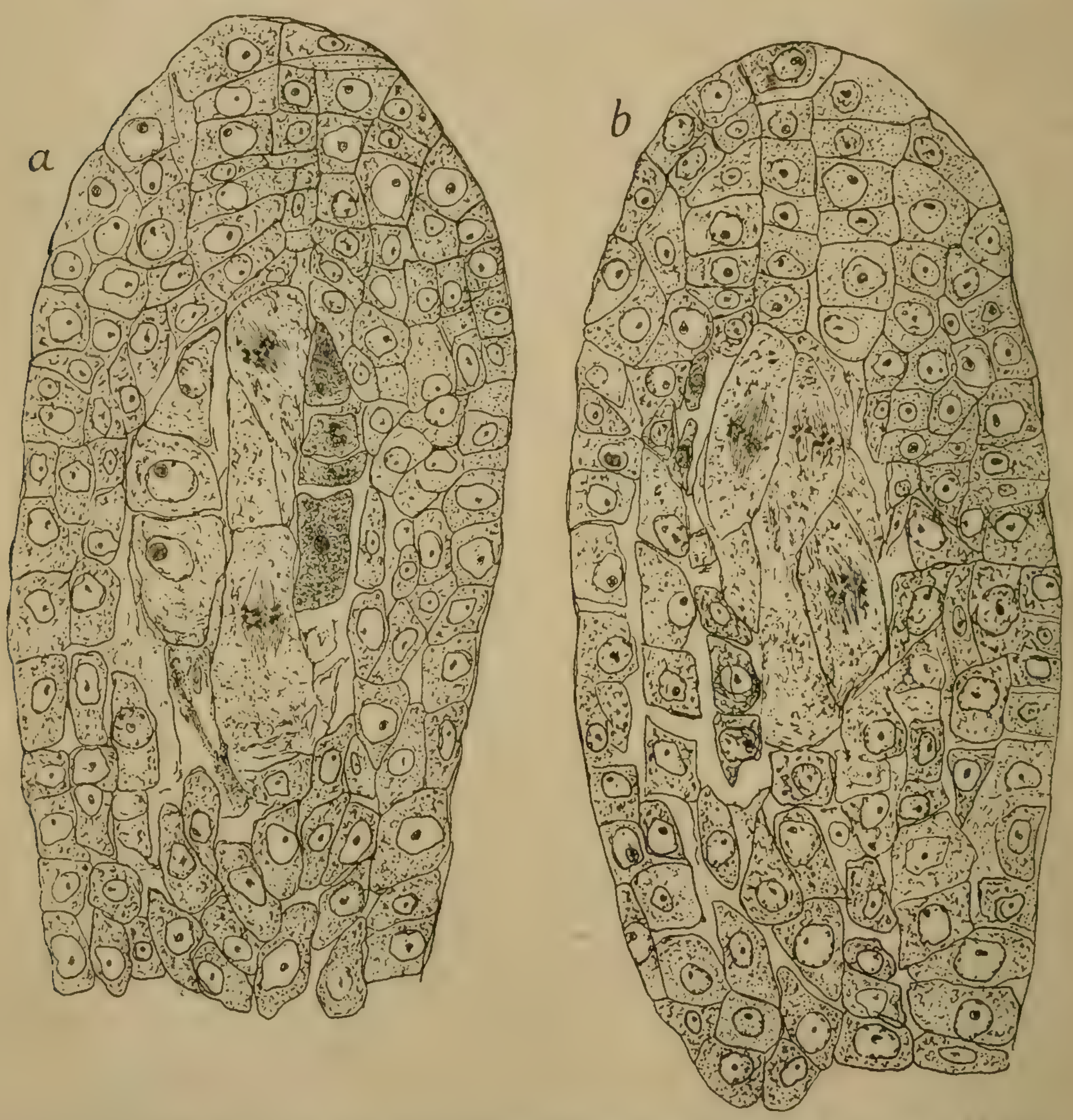


Abb. 1. Zwei Schnitte aus einem Makrosporangium mit (1 *a*) zwei Makrosporenmutterzellen nach vollendeter Tetradenteilung, daneben zwei junge Embryosäcke im Asterstadium des primären Embryosackkernes, und (1 *b*) drei weiteren jungen Embryosäcken im gleichen Zustande. Gez. von H. Peter.

Abb. 1 b, aus demselben Nucellus, zeigt drei weitere im gleichen Stadium befindliche Embryosackzellen, deren Schwesterzellen bereits verschwunden sind, und ein dritter Schnitt aus demselben Nucellus, der hier nicht zur Darstellung gelangt ist, besaß noch weitere drei Embryosackzellen, deren eine im Verfall begriffen

war, wie ihre dunklere Färbung andeutete, während eine zweite wiederum den Asterzustand aufwies und die dritte endlich, bereits einen Schritt weiter entwickelt, die Chromosomen an die beiden Endpunkte der Spindel verteilt hatte. Somit würde dieses eine Makrosporangium etwa mindestens zehn zu weiterer Entwickelung gelangte Embryosackmutterzellen besessen haben, von denen sieben als über die Embryosackbildung hinaus in die Teilung ihres primären Embryosackkernes eingetreten nachgewiesen werden konnten.

Man wird hier einwenden, daß ähnliche Verhältnisse mehrerer Makrosporenmutterzellen auch bei Alchimilla vorliegen, wo Murbeck ebenfalls ein umfangreiches sporogenes Gewebe nachzuweisen vermochte, das Göbel[23] (p. 801) mit einem Makrosporangium vergleicht. Dazu ist jedoch zu bemerken, daß einmal die Rosaceen unter die nächsten Verwandten der Calycanthaceen zu zählen sind, und daß Alchimilla eine sehr reduzierte Form der Familie darstellt, in der solche Merkmale wieder neu auftreten könnten. Andererseits aber gehen dort die Zustände nicht bis in die Teilungsstadien der Makrosporenmutterzelle über, während bei Calycanthus mehrfach Teilungsstadien in mehreren dieser Mutterzellen, Verdrängung der Schwesterzellen und Embryosackkernteilungen nebeneinander vorkommen.

Mußte vorher der Arber-Parkinsche Versuch der Rückführung der Polycarpicae auf die Bennettiten aus morphologischen Gründen zurückgewiesen werden, so kommt jetzt der Mangel jeglichen entwicklungsgeschichtlichen Materiales der vermeinten Ausgangsfamilie der Bennettiten hinzu, die den Weg als sehr bedenklich erscheinen lassen muß. Inwieweit nun etwa die Chalazogamie von Alchimilla, die hier auch in ihrer Anlehnung an Calycanthus sich als stark reduzierter Typus darstellt, eine Brücke zu den als rudimentär aufgefaßten chalazogamen Iuglandaceen usw. darstellen könnte, mag dahingestellt bleiben.

Wenn nun versucht werden soll für den Anschluß der Polycarpicae an die Gymnospermen hier einen Ausgangspunkt zu finden, der dasselbe leistet, was die Ephedra-Casuarina-Hypothese Wettstein's für die Anknüpfung der Quercifloren und anschließenden Angiospermen bedeutet hat, so sind die zu stellen-

den Anforderungen ganz andere. Nach der ökologischen Seite hin ist Hermaphroditismus und Entomophilie zu fordern, nach der morphologischen Seite hin spiraliger Aufbau aus einzelnen freien Blütengliedern, besonders einzeln stehenden Staub- und Fruchtblättern, beide in größerer Anzahl.

Überblickt man nun die solchen Ansprüchen gegenübergestellten Gymnospermenblüten, so bleibt nur die Familie der Gnetaceen übrig und zwar die Gattung Gnetum, obgleich gerade diese von Senn (lc. 137), Lotsy[26] u. a. als dazu völlig ungeeignet beurteilt ist.

Mein Augenmerk richtet sich auf die androgynen Blütenstände (vgl. z. B. Strasburger[22], Taf. XXI, Fig. 1, 2, 5).

Diese Infloreszenzen bestehen aus einer an die vegetative Zone mit ihren lederigen, dekussiert stehenden ganzrandigen Blättern direkt anschließenden Achse, die mit einem in gleicher Stellung angeordneten Brakteenpaar beginnt. Dieses erste Brakteenpaar ist steril, es kann Achselsprosse hervorbringen oder die Infloreszenz bleibt auf die eine Hauptachse beschränkt. Wie ich früher schon beschrieben habe[21], kann dieses sterile Brakteenpaar durch normale Laubblätter ersetzt werden, wenigstens bei Gnetum Gnemon, ein Zeichen für den direkten Übergang des vegetativen in den fertilen Zustand, der Trophophylle in die Sporophylle.

Die in gleicher Anordnung weiter folgenden Brakteenpaare sind zu einem einheitlichen Ringe verwachsen, sie sind fertil und tragen im gesamten Umfange in Spiralen zu $^{8}/_{21}$ angeordnete Blütenreihen, die mit einer zuerst produzierten weiblichen Blüte beginnen, auf die als basipetale Fortsetzung eine mehr oder minder große Anzahl männlicher Blüten folgen. Die Parastichen treten sehr deutlich hervor und zählen bei Gnetum Rumphianum drei, bei Gnetum Gnemon, Gn. latifolium, Gn. neglectum 4 bis 5 Einzelglieder. Zwischen den von ihrem zarten Perigon umgebenen Einzelblüten stehende grobe Haarbildungen haben für uns keine weitere Bedeutung.

Derartige fertile Brakteenwirtel folgen sich akropetal mit mehr oder minder großen Abständen. Die Achse soll nach Strasburger[22] häufig in einer einzelnen weiblichen Blüte als Abschluß gipfeln. Der streng akropetale Aufbau der Gesamt-

infloreszenz, im Gegensatz zu der basipetalen Entwicklung in den einzelnen Brakteenwirteln sei nochmals betont.

Bei dieser somit beschriebenen Infloreszenz nehmen wir als Ausgangspunkt für den hypothetischen Aufbau einer Polycarpicae-Blüte an, daß sie, wie das ja ohne Zweifel vorkommen kann, auf den untersten Wirtel beschränkt sei, d. h. den fertilen aktinomorphen Brakteenwirtel, mit dem unterhalb stehenden sterilen Brakteenpaar — oder Laubblattpaar wie erwähnt —, das als dazu gehörend betrachtet werden mag.

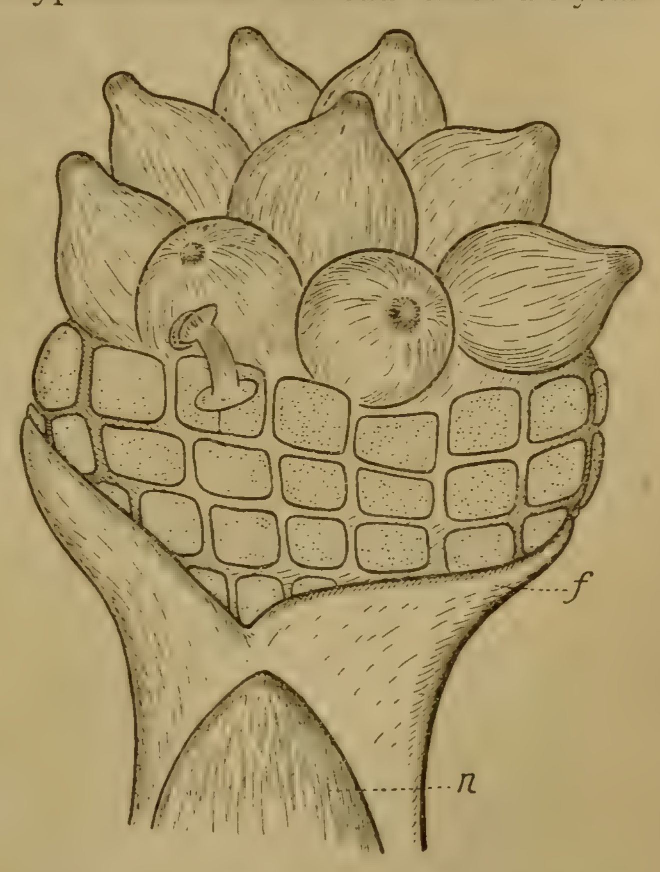


Abb. 2. Eine androgyne, hypothetisch auf einen Wirtel beschränkte Infloreszenz von Gnetum Gnemon in Seitenansicht halb von oben. Sie beginnt mit einem sterilen Brakteenpaar (*n*), zu dem das einzige fertile Paar (*f*) dekussiert steht. 20/1.

Durch den Abschluß der Achse mit diesem einen Brakteenwirtel ändert sich manches für die in ihm vereinigten Blüten (vgl. dazu die Abb. 2).

1. Die oberen schon im Gesamtverbande ein wenig schräg aufwärts schauenden weiblichen Blüten werden sich über das freie Achsenende gleichmäßig — ev. unter Bildung einer solchen Gipfelblüte, wie Strasburger sie beobachten konnte — oder unter weiterer Vermehrung ihrer Zahl verteilen. Jede weibliche Blüte des androgynen Blütenstandes besteht aus einem Nucellus, der von zwei Hüllen umgeben ist. Im Vergleich mit dem von drei Hüllen eingeschlossenen Nucellus der fertilen weiblichen Blüten ergibt sich, daß die mittlere bei den sterilen Blüten zwar angelegt aber nicht ausgebildet wird; diese Reduktion dürfte, wie ich früher[21] bereits ausgeführt habe, mit ihrer Funktionsun-

fähigkeit zusammenhängen, mit wiedergewonnener Funktionsfähigkeit also voraussichtlich aufgehoben werden, wie auch Beccari[27] es annimmt. Da für unsere Hypothese nur fertile Blüten in Frage kommen können, darf mit drei Hüllen gerechnet werden. Die äußerste entsteht weitaus früher als die beiden anderen. Sie ist von Strasburger[22] (112 usw.) als »Fruchtknotenhülle« angesprochen worden und Eichler[28] gab die Möglichkeit dieser Bezeichnung ungerne zu. Später hat freilich auch Strasburger[29] seine Meinung geändert, und neuerdings wird die Hülle als Perigon betrachtet. In ihrem Schutze entstehen in akropetaler Folge die mittlere und die dritte Hülle als äußeres und inneres Integument. Jedenfalls ist also die Deutung der äußersten Hülle nicht ganz einfach und für unsere Hypothese muß aus ihr das Fruchtblatt hervorgehen. Dazu wird angenommen werden dürfen, daß diese äußerste Hülle sich am oberen Rande zusammenschließt, und zum wirklichen angiospermen Fruchtblatte wird, das eine orthotrope, mit zwei Integumenten versehene Samenanlage umschließt. Der Ort der Tropfenausscheidung im gymnospermen Zustande war das innere, kaum über das Perigon hinausragende Integument; beim Abschluß des Perigons und seiner Umwandlung zum Fruchtblatt wird sich am Scheitel diese feucht gehaltene Stelle, die gleichzeitig eine Pollen sammelnde und die Insekten anlockende Aufgabe versah[21] (349) zur griffellosen, dem Fruchtblatt direkt aufgesetzten Narbe umbilden können. Daß orthotrope Samenanlagen in den anschließenden weiter entwickelten Formen stets zu anatropen übergehen, muß wie bei Iuglandaceen zu den Quercifloren, sich auch bei dem hypothetischen Anschluß der Polycarpicae an Gnetum wiederholen. Die Begründung mag darin gefunden werden, daß ein Wand an Wand gehender Verlauf des Funiculus-Gefäßbündels für anatrope Samenanlagen günstigere Ernährungsbedingungen für den Embryosack zu schaffen vermag, als orthotrope mit dem nur bis zur Chalaza reichenden Gefäßbündel bieten (doch vgl. auch Göbel[23], lc. 1901, p. 800, Anm.).

2. Die in schraubenläufigen Reihen direkt an die Fruchtblätter anschließenden männlichen Blüten, die wir unter Vernachlässigung des unscheinbaren Perigons als Staubblätter betrachten können, entstehen basipetal. (Sie sind in Abb. 2 meist noch mit

geschlossenem Perigon dargestellt.) Diese absteigende Reihenfolge ist ja auch den Angiospermenblüten nicht fremd; wir finden sie bei Cistaceen, Rosaceen, Malvaceen[21] vertreten und sehen, daß bei den Rosaceen die Staubblätter in absteigender, die Fruchtblätter in aufsteigender Progression sich entwickeln, daß also innerhalb ein und derselben Blüte ein solcher Wechsel der Entwicklungsrichtung auftreten kann. Es ist eben die Lage der interkalaren Vegetationspunkte und das gegebene Raumverhältnis des Blütenbodens dafür maßgebend, und es kommt der Entwicklungsrichtung keine entscheidende Bedeutung zu, so daß sie sich, event. schon bei Isolierung des Wirtels, auch wohl ändern könnte.

Wenn demnach die Entwicklungsfolge der Staubblätter (oder der männlichen Blüten) keine unüberwindlichen Schwierigkeiten zu bereiten scheint, so ist ein weiterer Umstand zu erörtern, der in der Zahl oder Art der Antheren besteht. Das Gnetumstaubblatt trägt am Scheitel bei Gnetum Rumphianum und den verwandten Arten eine einzige ungeteilte Anthere, bei Gnetum Gnemon und Verwandten zwei einfächerige Antheren. Vergleichen wir die Verhältnisse bei der verwandten Ephedra, so besitzt Ephedra altissima zwei zweifächerige, Ephedra campylopoda sechs zweifächerige und E. monostachya achte desgleichen. Endlich führt Welwitschia dreifächerige Antheren.

Am besten wird man nun die beiden gipfelständigen Antheren von Gnetum Gnemon und Verwandten als Theken auffassen, so daß das Staubblatt eine dithezische Anthere, wie die Angiospermen bekäme. Es muß sodann in der gemeinsamen Vorfahrenreihe der Gnetaceen ein Stadium mit zweifächerigen Theken existiert haben, von dem die zweifächerigen Ephedra Antherentheken abstammen, durch Reduktion ist bei Gnetum diese Zweifächerigkeit verloren gegangen. So kann es bei der hypothetischen Weiterentwicklung — entsprechend dem Verhalten des mittleren Integumentes bei sterilen und fertilen weiblichen Blüten —, auch wieder auftreten, und wir kämen dann also zu dithezischen, vierfächerigen Antheren, wie die Angiospermen sie besitzen.

Nimmt man das als gegeben an, so finden sich nach dem Gesagten jetzt aktinomorphe, von zwei Brakteen gestützte

perianthlose Blüten vor mit spiralig angeordneten Staubblättern (männlichen Blüten) und zahlreichen apokarpen Fruchtblättern, das sind aber Verhältnisse, die sich vollkommen den neuerdings von Diels geschilderten Blüten von Eupomatia[16] und noch mehr denen von Himantandra[25] anschließen, deren erstere bei den Anonaceen, die zweite bei den Magnoliaceen ihre nächsten Verwandten finden würden. Man braucht nur eine starke Vergrößerung der beiden Brakteen anzunehmen, so daß sie im Knospenzustand die Blüte umhüllen und bei deren Öffnung abfallen, so wären alle wesentlichen Merkmale von Himantandra erfüllt.

3. Demnach ist die Perianthbildung aus den äußeren Reihen der Staubblätter für unsere hypothetische abgeleitete Angiospermenblüte keine von der bei den mit Perianth versehenen Verwandten von Eupomatia oder Himantandra abweichende, wie sie ja gerade bei den Polycarpicae häufiger vorkommt z. B. Victoria, Calycanthus, ferner bei allen gefüllten Blüten, wie Paeonia, Rosa u. a. Mit der Bildung des Perianthes ist dann aber auch der Zeitpunkt gekommen, wo das bisher noch vorhandene, (hier vernachlässigte) unscheinbare Perigon der männlichen Blüten als völlig überflüssiges Gebilde seine Existenzberechtigung verliert und aus dem Entwicklungsgang verschwinden muß.

Der ebenfalls noch vorhandene unterhalb der »Blüte« stehende sterile Brakteen- oder Laubblattwirtel würde dann die direkte Überleitung der Laubblätter zu den Hochblättern ermöglichen, wie ein solcher sehr gut auch bei Calycanthus zu beobachten ist.

Bei Calycanthus florida reicht das letzte unter der Blüte gelegene Blattpaar nahe an die Blüte heran, etwa wie bei Anemone Hepatica oder Gnetum Gnemon. Calycanthus occidentalis geht darin aber erheblich weiter. Der Strauch besitzt ebenfalls streng dekussierte Blattstellung. Die Blütensprosse dagegen lassen den spiraligen Blütenbau auf ihre ganze vegetative Achse zurückwirken, so daß (Abb. 3) bereits 3 bis 4 »Blattpaare« unterhalb der gipfelständigen Blüte eine mehr und mehr spiralige Stellung eingenommen wird, wozu noch kommt, daß auch die nach und nach kleiner werdenden Blätter, ihrer Form wie ihrer Stellung nach, direkt in die Kelchblätter übergehen, so daß hier schließlich Trophophylle und Sporophylle in ihrem Übergange unmittelbar

noch zu beobachten sind. Der Strauch scheint bei uns selten zur Blüte zu gelangen, sonst hätte dies höchst auffallende Verhalten nicht unerwähnt bleiben können.



Abb. 3. Blütentragender Sproß von Calycanthus occidentalis. Die dekussierte Blattstellung ist 3 bis 4 »Blattpaare« vor der Blüte in eine spiralige übergegangen.

So wäre aus dem untersten, als allein gebildet angenommenen Achsenabschnitt eines androgynen Gnetumblütenstandes eine vollständige Polycarpicaeblüte hergeleitet, die natürlich hypothetisch ist, deren ähnliche reale Entwicklung aber morphologisch möglich und ökologisch verständlich sein würde.

Nachdem nun sowohl für die Verticillatae-Querciflorae, wie

für die Polycarpicae der Versuch einer hypothetischen Überleitung von den Gymnospermen vorliegt, fragt es sich, ob man sich für den einen oder anderen entscheiden muß. Ist es denn überhaupt so sicher, daß der Übergang nur einmal, nur an einer Stelle stattgefunden hat?

Ist es nicht nach der Analogie der verschiedenen Male und auf verschiedenem Wege entstandenen Heterosporie aus Homosporie auch wahrscheinlich, daß die Angiospermie verschiedentlich aus der Gymnospermie hervorgegangen sei? Freilich spricht ja die völlige Übereinstimmung der Embryosackentwickelung gegen eine Ableitung von sehr verschiedenen Seiten her, aber wenn jetzt einmal Ephedra, andererseits Gnetum als mögliche Ausgangsformen hingestellt werden, so ist es ja im Grunde doch nur die Zurückverlegung der monophyletischen Ableitung um eine phylogenetische Stufe, d. h. von den Endgliedern zweier parallel laufender Gnetaceenreihen, auf deren gemeinsame Vorfahren. Und es erscheint mir leichter vorstellbar, daß die Verticillatae-Quercifloren eine andere Ableitung haben als die Polycarpicae, als jene auf diese zurückzuführen. Wo sich dann gemeinsame Züge in weiter von den primitiven Formen entfernt stehenden Gruppen finden, wie etwa zwischen den monochlamydeischen Tricoccen und den dialypetaleischen Gruinales und Verwandtenfamilien, da genügt für die Erklärung ja auch deren weiter zurückverlegte verwandtschaftliche Beziehung, die mir besser phylogenetisch verständlich erscheint, als der weite und komplizierte Umweg über die Hamamelidinae. Vor allem scheint mir aber auch die Ableitung der Embryosackentwicklung immer noch am leichtesten von Gnetum oder ihm ähnlich sehenden Entwicklungsstadien aus möglich, wo die richtige Stelle etwa auf halbem Wege zwischen Ephedra und Gnetum liegt; diese ist über das Endziel, den angiospermen Embryosack, hinausgegangen, denn Gnetum erscheint in mancher Beziehung z. B. in der Embryosackentwicklung mehr reduziert als Calycanthus, jene hat dasselbe Endziel noch nicht vollständig erreicht und Welwitschia endlich ist auf einen toten Strang geraten.

Halle, März 1918.

Literatur.

1. Wettsein, R. von, Handbuch der Systematischen Botanik. II. Aufl. Wien. 1911. 466ff.
2. Treub, M., Sur les Casuarinées et leur place dans le système nat. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. 1891. **10.**
3. Nawaschin, S., Zur Embryobildung der Birke. Mémoires de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg. 1892. VII. sér. **12,** Nr. 12.
   Derselbe, Über das Verhalten des Pollenschlauches bei der Ulme. Bull. de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg. 1898. **8;**
   Derselbe, Corylus Avellana. Ibidem. 1899. **10.**
   Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen Iuglans regia und I. nigra. Mém. de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg. 1913. VIII. sér. **31,** 9.
   Benson, M., Sandry E., und Berridge, E., Contrib. of the embryolog. of Amentif. Transact. Linn. Soc. 2. sér. 1906. **7.**
   Zinger, N., Cannabineen. Flora. 1898. **85.**
   Schweiger, J., Euphorbiaceen. Flora. 1905. **94.**
   Modilewski, S., Urticifloren. Flora. 1908. **98.**
   Wolpert, J., Alnus und Betula. Flora. 1910. **100.**
4. Murbeck, S., Über das Verhalten des Pollenschlauches von Alchimilla arvensis und das Wesen der Chalazogamie. Lunds. Univ. Arsskr. 1901. **36,** 6. Strasburger, E., Die Apogamie der Eualchimillen. Pringsh. Jahrb. 1904. **16,** 134.
5. Wettstein, R. v., Über das Vorkommen zweigeschlechtliger Infloreszenzen bei Ephedra. Festschr. nat. Ver. Univ. Wien. 1907.
6. Porsch, O., Ephedra campylopoda eine entomophile Gymnosperme. Ber. d. bot. Ges. 1910. 404.
7. Hallier, H., Über die Verwandtschaftsverhältnisse der Tubifloren und Ebenalen, den polyphyletischen Ursprung der Sympetalen und Apetalen und die Anordnung der Angiospermen überhaupt. Abh. a. d. Gebiete der Naturw. Hamburg. 1901. **16.**
   Derselbe, Beitr. zur Morphologie der Sporophylle und der Trophophylle usw. Jahrb. d. Hamburger wissensch. Anstalten. **19.** Arb. d. Hamb. bot. Inst. 1902.
   Derselbe, Über die Verwandtschaftsverhältnisse bei Englers Rosalen, Parietalen, Myrtifloren usw. Abh. a. d. Gebiete d. Naturw. Hamburg. 1903. **18.**
   Derselbe, Provisionel scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering plants. New Phytologiste. 1905. **4,** 7.
   Derselbe, L'origine et le système phylogenétique des Angiospermes exposés a l'aide de leur arbre généalogique. Arch. Néerland. d. sc. exactes et nat. 1912. ser. III B. **1.**
8. Senn, G., Die Grundlagen des Hallier'schen Angiospermensystems. Beih. Bot. Centralbl. 1904. **17.**
9. Arber und Parkin, Der Ursprung der Angiospermen. Autorisierte Übers. von von O. Porsch. Österr. bot. Zeitschr. 1908. Nr. 3.
10. Wieland, G. R., American fossil Cycads. Carnegie Inst. Washington. 1906.
11. Wettstein, R. von, Handbuch der systematischen Botanik. S. 473.

12. Groom, P., Remarks on the oekology of Coniferae. Ann. of bot. 1910. **24**, 241 ff.
13. Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena. 1898. S. 618.
14. Burck, W., Über Kleistogamie im weiteren Sinne. u. das Knight-Darwinsche Gesetz. Ann. d. Buitenzorg. 1890. **8**, 122.
15. Rattray, G., Notes on the pollination of some S. A. Cycads. Transact. Roy. Soc. South Afrika. 1913. **3**, 259.
16. Diels, L., Käferblumen bei den Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen. Ber. d. d. bot. Ges. 1916. **34**, 758.
17. Karsten, G., Referat über 16. Zeitschr. f. Bot. 1917. **9**, 407.
18. Strasburger, E., Die Samenanlage von Drimys Winteri. Flora 1905. Erg.-Bd. 215.
19. Oes, A., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Anonaceen. Verhandlungen der Naturf. Ges. Basel. 1914. **25**, 168.
20. Manneval, W. E., The development of Magnolia and Liriodendron etc. Bot. Gaz. 1914. **57**, 1.
21. Karsten, G., Zur Entwicklungs-Geschichte der Gattung Gnetum. Cohns Beitr. z. Biologie der Pflanzen. 1893. **6**, 339.
22. Strasburger, E., Coniferen und Gnetaceen. Jena. 1872. 158.
23. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena. 1901. **2**, 2. 809.
24. Derselbe, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Ztg. 1882. **40**, 386 und Organographie. S. 719.
25. Diels, L., Über die Gattung Himantandra, ihre Verbreitung und ihre systematische Stellung. Botan. Jahrb. für Systematik, Pflanzengesch. u. Pflanzengeographie. 1917. **55**, 126.
26. Lotsy, J., Contrib. to the life-history of the genus Gnetum. Ann. jard. bot. Buitenzorg. 1899. 2. ser. **1**, 46 ff.
27. Beccari, O., Della organogenia dei fiori feminei del Gnetum Gnemon. Nuov. giorn. bot. ital. 1877. **9**, 91.
28. Eichler, A. W., Blütendiagramme. Leipzig. 1875. **1**, 62.
29. Strasburger, E., Gymnospermen und Angiospermen. Jena. 1879.

Besprechungen.

Publikationen über die Biologie der Uredineen im Jahre 1917.

Sammelreferat von Ed. Fischer.

Entwicklungsgeschichtliches und Abhängigkeit der Entwicklungsvorgänge von äußeren Faktoren. Für Uromyces laevis, eine autoecische, auf Euphorbia Seguieriana perennierende Art, konnte Ref. (6) Infektion zustande bringen und dessen Entwicklung verfolgen: Schon frühere Autoren hatten für diesen Pilz das gelegentliche Auftreten von Peridienzellen in den Teleutosporenlagern beobachtet und L. Kursanov[1] hatte, gestützt auf cytologische Untersuchungen, diese Erscheinung erklärt durch die Annahme, es werde das Primordium des Sporenlagers ursprünglich als Aecidium angelegt, ändere aber dann später seinen Charakter, indem es sich in eine Teleutosporenpustel umwandle: gelegentlich aber erfolge diese Charakteränderung unvollständig und dann finde man eben im Teleutosporenlager auch Aecidienelemente. Solche Peridienzellen traten nun auch in Ref.s Versuchen auf, und zwar z. T. begleitet von pyknidenartigen Bildungen. Da nun diese Versuche mit Teleutosporen eingeleitet worden waren, so ist durch sie auch experimentell die Zugehörigkeit jener Pykniden und Peridienzellen zu Uromyces laevis bestätigt. Der Verlauf der Entwicklung der befallenen Triebe von Euphorbia Seguieriana läßt darauf schließen, daß bald der Sproß in seinem Wachstum das in ihm enthaltene Mycel überholt, bald das Mycel ersteren wieder einholt, also Wirt und Parasit in ihrem Wachstum nicht immer gleichen Schritt halten. — Wir müssen ferner hier nochmals auf Kunkels Untersuchungen über das basidienbildende Caeoma interstiliale zurückkommen: Auf den Widerspruch, der zwischen dieser Basidienbildung und der Zugehörigkeit des Caeoma zu Gymnoconia besteht, tritt auch Arthur (2) ein. Er findet die Lösung desselben darin, daß es sich hier um zwei verschiedene Pilze handelt: einen, dessen Ent-

[1]) Morphologische und cytologische Untersuchungen in der Gruppe der Uredineen. Moskau 1915 (s. letztjähriges Sammelreferat).

wicklungsgang nach Endophyllumtypus verläuft (short cycle Form) und einen andern, der Caeoma und Teleutosporen besitzt (long cycle Form). Für ersteren stellt er ein neues Genus Kunkelia auf, für letzteren behält er den Namen Gymnoconia bei. Eine gute Stütze findet diese Anschauung darin, daß die beiden Formen eine ungleiche Verbreitung besitzen: Kunkelia tritt in den Vereinigten Staaten in südlicheren Gebieten auf als Gymnoconia; in Europa ist nur letztere bekannt. Die Wirtspflanzen fallen nur teilweise zusammen, beiden gemeinsam sind Rubus occidentalis und Rubus nigrobaccus. — In einem weiteren kurzen Aufsatze weist Arthur (3) auf die Tatsache hin, daß in Westindien neben Formen, die sich fast ausschließlich durch Uredo vermehren, auch in einem großen Prozentsatz Uredineen auftreten, die nur Teleutosporen und Basidiosporen besitzen. Arthur meint nun, es stehe diese Tatsache in einem Widerspruch mit den Ausführungen von Johansen, Magnus und denen des Ref., nach welchen diese abgekürzte Entwicklung eine Anpassung an die kurze Vegetationsperiode der Alpen und des Nordens darstellt. Wir möchten aber darauf verweisen, daß es sich in den letztgenannten Gebieten vorzugsweise um Mikroformen handelt, während in Westindien wohl die Leptoformen vorwiegen, die man als Anpassung an feuchtes Klima betrachten dürfte.

Heteroecie. Immer noch kennen wir in Mitteleuropa eine Anzahl von Aecidien, deren Zugehörigkeit noch nicht festgestellt werden konnte. Aber nach und nach kommt man doch dazu, auch sie unterzubringen: Da ist das in den Alpen so überaus häufige Aecidium Aconiti Napelli. Für dieses gelang es endlich W. Lüdi (11) durch einen Infektionsversuch sehr wahrscheinlich zu machen[1], daß es in den Entwicklungskreis einer auf Festuca rubra lebenden Puccinia (Puccinia Aconiti-Rubrae) gehört. Dieselbe steht der Puccinia Agropyri, persistens, Agrostidis nahe. — Festuca rubra beherbergt aber, wie P. Cruchet (4) in Verbindung mit Eug. Mayor dartun konnte, noch eine zweite Puccinia aus derselben Gruppe, welche zum Aecidium Scillae gehört, also der Puccinia sessilis biologisch nahe steht; wir lernen also hier neben der Puccinia Smilacearum-Digraphidis und deren Verwandten, sowie neben der Puccinia simplex noch einen weiteren Fall kennen, in welchem sich der Wirtswechsel zwischen Liliaceen und Gramineen abspielt. — Und ebenfalls zu einer Puccinia vom gleichen Typus gehört nach Versuchen von W. Lüdi (10), die seither auch von Eug. Mayor ergänzt worden sind, das Aecidium Petasitis: Die Teleutosporen desselben leben auf Festuca pulchella, Poa alpina und Poa nemoralis, die Aecidien auf Petasites niveus, Petasites albus und Petasites hybridus;

[1]) und seither, im Frühjahr 1918, durch erfolgreiche Infektionen von Aconitum mit den Teleutosporen definitiv zu bestätigen.

aber auch auf Tussilago Farfara konnten Infektionsanfänge erzielt werden, die es indessen nicht weiter brachten, als höchstens bis zur Pyknidenbildung. Es steht also diese Art nicht nur morphologisch, sondern auch biologisch der Puccinia Poarum sehr nahe. Lüdi nennt sie Puccinia Petasiti-Pulchellae. Er weist dann auch darauf hin, daß Festuca pulchella in ihrer systematischen Stellung Poa nahe steht; dem entspricht der Umstand, daß sie in ihrer Empfänglichkeit gegen die in Rede stehende Puccinia mit Poa übereinstimmt, während andere Festuca-Arten sich gegen diesen Pilz unempfänglich erwiesen. — Wie bei andern alpinen Uredineen, so zeigte sich auch bei Puccinia Petasiti-Pulchellae starkes Zurücktreten der Uredobildung.

Über seine bereits im letzten Sammelreferat erwähnten Versuche, die zur Auffindung der Aecidien des Pucciniastrum Circaeae auf Abies pectinata und derjenigen der Thecopsora sparsa auf Picea excelsa führten, gibt Ref. (5) ausführlicheren Bericht mit Beschreibung und Abbildung dieser Aecidien. — Ref. (6) gelang es ferner, noch eine neue mitteleuropäische Gymnosporangium-Spezies zu entdecken. Dieselbe stimmt in ihren Aecidien völlig mit Gymnosporangium confusum überein und lebt wie dieses in ihrer Teleutosporengeneration auf Juniperus Sabina, aber sie hat charakteristische langgestreckte, spindelförmige Teleutosporen (daher der Name Gymnosporangium fusisporum), und ihre Aecidien entwickeln sich auf Cotoneaster (das von Gymnosporangium confusum gemieden wird) aber nicht auf Crateagus, Sorbus latifolia und torminalis, den Wirten des Gymnosporangium confusum.

In der viel diskutierten Frage der Heteroecie von Peridermium Pini ergreift zu den in unserem letzten und vorletzten Sammelreferat besprochenen Versuchen von Haak auch von Tubeuf (13) das Wort; auch er beurteilt diese Haak'schen Ergebnisse vorläufig sehr zurückhaltend, ohne jedoch einen definitiven Entscheid zu geben. Dagegen gelang es ihm in Bestätigung früherer Versuche von Klebahn, mit den Teleutosporen von Cronartium ribicolum eine Reihe von sehr schönen Infektionen auf Pinus Strobus (und Pinus Lambertiana) zu erzielen. Diese Versuche wurden an verschiedenen Tagen im Zeitraume zwischen dem 10. August und 18. September 1914 eingeleitet; am besten gelangen die am 11. September auf zweijährigen Weymouthskiefern ausgeführten, bei denen die Primärblätter, die Sekundär (-Kurztrieb)- Nadeln und die Axe von gestreckten Knospen (also jungen Sprossen für das Jahr 1915) Basidiosporen erhielten. Auf allen diesen Teilen traten im Frühling 1915 gelbe Flecke auf; an den Sproßaxen erschienen im Juli desselben Jahres Pykniden. Das Mycel wuchs dann in höhere und tiefere Regionen des Sprosses ein; 1916 konnten an Sproßaxenstücken vom Jahre 1913,

1914 und 1915 Pykniden festgestellt werden. Die Aecidien erschienen im Frühjahr 1917. Diese langsame Entwicklung hat zur Folge, daß unter Umständen junge zum Versand gelangende Weymouthkiefern infiziert sein können ohne daß dies äußerlich auffällt. So ist es gekommen, daß von Nordeuropa aus der Pilz nach andern Gebieten Europas verschleppt worden ist. Neuerdings trat er auch in Nordamerika, der ursprünglichen Heimat der Weymouthkiefer auf, wo er früher fehlte, und hat sich daselbst in besorgniserregender Weise ausgebreitet. Tranzschel hat bekanntlich die sehr einleuchtende Annahme gemacht, daß die ursprüngliche Heimat von Cronartium ribicola auf der Arve in Sibirien zu suchen sei und daß von da der Pilz auf Pinus Strobus übergegangen sei. Auch im Engadin ist das Cronartium auf Pinus Cembra gefunden worden, doch hält von Tubeuf im Gegensatz zum Ref. dafür, daß dieses Vorkommen nicht ein ursprüngliches sei, sondern ebenfalls auf Einschleppung aus Nordeuropa zurückgeführt werden müsse.

In Nordamerika wurden von J. C. Arthur (1), dem wir ja schon viele solche Feststellungen verdanken, eine Anzahl neuer Fälle von Wirtswechsel nachgewiesen. Durch Infektion mit Uromyces Sporoboli konnte er auf Allium stellatum Aecidien erzielen; später gelang es ihm zu zeigen, daß auch Puccinia Sporoboli ihre Aecidien auf Liliaceen bildet, nämlich auf Allium cernuum, Allium Nuttallii und Lilium umbellatum, ferner daß Uromyces magnatus, dessen Teleutosporen auf Spartina Michauxiana leben, ebenfalls auf Liliaceen (Polygonatum biflorum und commutatum sowie Vagnera stellata) übergeht; also wieder Fälle von Wirtswechsel zwischen Gramineen und Liliaceen. Im Anschluß daran sei noch hinzugefügt, daß Arthur bei Puccinia sessilis eine biologische Form auf Iris versicolor nachweisen konnte.

Pleophagie. Für Puccinia subnitens, die sich bekanntlich ebenso wie die osteuropäische Puccinia Isiacae durch Multivorie ihrer Aecidiengeneration auszeichnet, fand Arthur (1) noch weitere Wirte, nämlich die Nyctaginacee Abronia fragrans und die Polygonacee Polygonum aviculare. Bisher waren solche bekannt aus den Familien der Chenopodiaceen, der Cruciferen und Capparidaceen.

Speziesbegriff und Speziesunterscheidung nach dem biologischen Verhalten. Zusammenfassende Darstellungen über diese Fragen geben H. Klebahn (8) und der Ref. (7), letzterer unter spezieller Berücksichtigung und Aufzählung der im Berner botanischen Institut ausgeführten einschlägigen Arbeiten. Es wird in beiden Aufsätzen gezeigt, wie im Laufe der Zeit die Artunterscheidung bei den parasitischen Pilzen bis zu den biologischen Arten fortschritt; es werden diese biologischen Arten in ihren verschiedenen Eigentümlichkeiten ge-

kennzeichnet und die Entstehung derselben diskutiert, insbesondere auch mit Rücksicht auf die Frage, inwieweit dem Wirte dabei ein Einfluß zukommt; ferner wird auch die Möglichkeit in Betracht gezogen, daß dem Wirte eine Rolle bei der Entstehung morphologisch differenter Parasiten zufallen könnte. — Eine experimentelle Einzeluntersuchung über Spezialisation bringt Ref. (5), indem er für Coleosporium Senecionis das Bestehen von wenigstens drei Formae speziales: f. sp. Senecionis silvatici, f. sp. Senecionis Fuchsii und f. sp. auf Senecio alpinus bestätigt.

Empfänglichkeit. Eine zusammenfassende Darstellung allgemeinerer Art, in der aber natürlich auch die Uredineen eingehende Berücksichtigung finden, gibt Molz (12) in seiner Arbeit über die Züchtung widerstandsfähiger Sorten unserer Kulturpflanzen. Es wird in derselben ein großes Tatsachenmaterial, darunter auch eine Anzahl eigener Beobachtungen des Verf.s z. B. über Empfänglichkeit für Gelbrost (p. 158) zusammengetragen; an der Hand desselben finden hauptsächlich folgende Punkte nähere Erörterung: Das Vorhandensein ungleicher Widerstandsfähigkeit verschiedener Sorten gegen Parasiten; die Abhängigkeit der Immunität und Anfälligkeit von mechanischen, chemischen und physiologischen Eigentümlichkeiten der betreffenden Sorten sowie von äußeren Faktoren; sodann die Frage, ob die durch äußere Faktoren erworbene Widerstandsfähigkeit sich — namentlich bei vegetativer Vermehrung — auch bei den Nachkommen erhält und endlich die Möglichkeit der Gewinnung widerstandsfähiger Sorten durch Auslese und Kreuzung. — Unter den experimentellen Untersuchungen, die sich speziell für die Uredineen auf einzelne dieser Fragen beziehen, erwähnen wir vor allem die interessante Beobachtung von Lang (9), nach welcher eine für Gelbrost (Puccinia glumarum) sonst sehr widerstandsfähige Weizensorte durch den Befall von seiten der Tilletia Tritici für die genannte Uredinee sehr empfänglich wird: Samen von Strubes Dickkopfweizen wurden mit Tilletia-Sporenstaub geschüttelt und dann teils gebeizt teils ungebeizt ausgesät: es gingen infolgedessen aus der Aussaat teils gesunde, teils Tilletiakranke Pflanzen hervor; neben Verschiedenheiten im Wuchs zeigten nun diese zwei Serien von Versuchspflanzen auch große Verschiedenheit in bezug auf ihre Anfälligkeit für Gelbrost: während die gesunden sehr schwach befallen wurden, erwiesen sich die Tilletiakranken ungemein reichlich infiziert. Lang sucht sich dies folgendermaßen zu erklären: Die Hyphen der Tilletia Tritici werden im Wirte jeweils nach kurzer Lebensdauer aufgelöst, wobei die Auflösungsprodukte offenbar absorbiert werden. Es ist nun sehr wohl denkbar, daß diese von der Auflösung der Tilletiahyphen herrüh-

renden Stoffe die Zusammensetzung des Zellinhaltes und die Tätigkeit der chlorophyllführenden Zellen des Wirtes in dem Sinne beeinflussen, daß dieser nicht nur in seinem Wachstum gehemmt, sondern auch für Puccinia glumarum stark empfänglich wird; haben ja doch die Untersuchungen von Kirchner (s. das letztjährige Sammelreferat) gezeigt, daß für die Immunität und Nichtimmunität die stoffliche Beschaffenheit des Zellinhaltes eine wesentliche Rolle spielt. — Versuche über die Vererbung der Empfänglichkeit für Rostpilze sind bisher besonders mit Getreidesorten ausgeführt worden durch Biffen, Pole-Evans und Nilsson-Ehle. Ref. (5, 6) nahm nun die Prüfung dieser Frage an einem anderen Objekt vor, nämlich für die Empfänglichkeit von Sorbusarten gegenüber Gymnosporangium tremelloides. Dieser Parasit lebt bekanntlich auf Sorbus Aria, während Sorbus aucuparia für ihn unempfänglich ist. Der Bastard von Sorbus Aria und aucuparia, S. quercifolia, ist, wie schon G. Sahli gezeigt hatte, für diesen Rostpilz empfänglich. Die Nachkommen dieses Bastards, also die F_2-Generation, stellen, wie Hedlund gezeigt hat, ein buntes Gemisch von Formen dar, aus denen man hinsichtlich der Blattform eine ununterbrochene Reihe zwischen S. aucuparia und S. Aria bilden kann. Es war nun von Interesse, zu erfahren, wie sich diese Nachkommen in bezug auf ihre Empfänglichkeit gegenüber Gymnosporangium tremelloides verhalten: Versuche aus den Jahren 1916 und 1917 ergaben für die (allerdings nicht zahlreich zur Verfügung stehenden) Exemplare mit Blättern von Aria- und Aria incisa-Typus Empfänglichkeit; unter den Formen mit Blättern vom quercifolia-Typus und den Zwischenformen zwischen S. quercifolia und aucuparia dagegen erwiesen sich nur einzelne als empfänglich, und zwar waren das solche, die bald mehr dem quercifolia-, bald mehr dem aucuparia-Typus nahestehen. Mit anderen Worten, die Empfänglichkeit geht mit der Blattform nicht parallel, sie wird somit durch andere Gene oder Genkom-



Blätter eines Nachkommen von Sorbus quercifolia, auf dem Gymnosp. tremelloides Pykniden bildete. (Aus Mitteilungen der naturforsch. Gesellsch. in Bern aus dem Jahre 1917.) $^1/_2$ nat. Größe.

plexe bestimmt als die Blattform. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß man unter diesen Nachkommen von Sorbus quercifolia auch solche wird finden können, die bei typischer aucuparia-Blattform für Gymnosporangium tremelloides empfänglich sind. In seinen Versuchen fand denn auch Ref. in der Tat eine Pflanze, die diesem Postulate sehr nahe kam: sie besitzt Blätter von fast reinem aucuparia-Typus (nur die alleroberstenFiedern verbunden, s. nebenstehende Abbildung) und dennoch bildete G. tremelloides auf ihr Pykniden. — Auf den Exemplaren dieser quercifolia-Nachkommen, die sich mehr vom Aria-Typus entfernen, entstanden allerdings nur in einem Falle Aecidien, sonst überall nur Pykniden, und überhaupt kann man — allerdings mit einer gewissen Reserve — sagen, daß die Entwicklung des Pilzes um so mehr verzögert wird, je stärker die aucuparia-Charaktere hervortreten.

Literatur-Verzeichnis.

1. Arthur, J. C., Cultures of Uredineae in 1916 and 1917. Mycologia. 1917, **IX**, 294—312.
2. —, Orange Rusts of Rubus. Botanical Gazette. 1917. **63**, 15 S. 8⁰.
3. —, Rusts of the West-Indies. Torreya. 1917. **17**, 24—27.
4. Cruchet, P., Contribution á l'étude des Urédinées. Bulletin de la société vaudoise des sciences naturelles. 1917. **51**, 623—631.
5. Fischer, Ed., Mykologische Beiträge 5—10. Mitteilungen der naturforschenden Gesellschaft in Bern aus dem Jahre 1916. Bern 1917. 125—163.
6. —, Mykologische Beiträge 11—14. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern aus dem Jahre 1917. Bern 1918. 58—95 (Sep. Abdr. ausgegeben 1917).
7. —, Der Speziesbegriff und die Frage der Speziesentstehung bei den parasitischen Pilzen. Verhandlungen der schweiz. naturforschenden Gesellschaft, 98 Jahresversammlung 1916 in Schuls-Tarasp-Vulpera. Aarau. 1917. II. Teil. 15—35.
8. Klebahn, H., Über Spezialisierung und spezialisierte Formen im Bereich der Pilze. Die Naturwissenschaften. 1917. **5**, 543—550.
9. Lang, Wilh., Über die Beeinflussung der Wirtspflanze durch Tilletia tritici. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten. 1917. **27**, 80—99.
10. Lüdi, W., Über die Zugehörigkeit des Aecidium Petasitis Sydow. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern aus dem Jahre 1916 (Bern 1917). Sitzungsberichte S. XXXV. — Puccinia Petasiti-Pulchellae nov. spec. Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten. 2. Abt. 1917. **48**, 76—88.
11. —, Untersuchung mit Aecidium Aconiti-Napelli (DC.) Wint. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern aus dem Jahre 1917 (Bern 1918). Sitzungsberichte S. XXXVII. (Sitzung vom 27. Okt. 1917).
12. Molz, E., Über die Züchtung widerstandsfähiger Sorten unserer Kulturpflanzen. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. 1917. **5**, 121—244.
13. von Tubeuf, C., Über das Verhältnis der Kiefer-Peridermien zu Cronartium. Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtschaft. 1917. **15**, 268—307.

Lindau, G., Kryptogamenflora für Anfänger. Bd. 1. Die höheren Pilze (Basidiomycetes).

Zweite, durchgesehene Auflage. Berlin. 1917. 234 S. 8°.

Daß die vom Verf. herausgegebene kurzgefaßte Kryptogamenflora einem Bedürfnisse entspricht, geht schon aus dem Umstande hervor, daß das erste Bändchen, welches 1911 erschienen war, bereits eine Neuauflage verlangte. Diese neue Auflage ist der ersten gegenüber nur wenig verändert. Bei den großen Gattungen mit ihren sehr komplizierten Bestimmungsschlüsseln, wie z. B. Agaricus, hat Verf. eine Teilung in Untergattungen vorgenommen und letztere dadurch besser hervorgehoben, was im Interesse der Übersichtlichkeit sehr zu begrüßen ist. In einer nächsten Auflage geht dann Verf. vielleicht noch einen Schritt weiter und nimmt diese Subgenera auch im Register auf! Eine weitere Kleinigkeit mag noch in bezug auf Merulius lacrymans herausgegriffen werden: bei der großen praktischen Bedeutung dieses Pilzes wäre es doch vielleicht wünschbar, die von Falck unterschiedenen Formen domesticus, silvester und minor auseinanderzuhalten, um so mehr als dieser Autor doch kleine diagnostisch verwertbare Unterscheidungsmerkmale derselben gibt. — Es kann im übrigen nicht unsere Aufgabe sein, Verfassers Büchlein, das ja aus der ersten Auflage hinlänglich bekannt ist, hier ausführlicher zu besprechen; es wird auch in vorliegender neuen Auflage allen denen, die sich in die systematische Kenntnis der höheren Basidiomyceten einarbeiten wollen oder in einem Praktikum Schüler dazu anzuleiten haben, treffliche Dienste leisten. Ed. Fischer.

Gilkey, H. M., A revision of the Tuberales of California.

University of California Publications in Botany. 1916. **6**, 275—356. Plates 26—30.

Die im Jahre 1899 erschienene Arbeit von Harkness (Californian Hypogaeous Fungi. Proceed. of the California Acad. of Science Ser. 3 Botany **1**, p. 241 ff.) gab zum erstenmal einen Einblick in die so außerordentlich reiche Hypogaeenflora Californiens. Leider war aber jene Bearbeitung in verschiedenen Hinsichten ungenügend, namentlich was die Beschreibung der einzelnen Arten anbelangt. 1908 konnte dann Ref. (Botan. Ztg., 1908, Heft 8/9) an Material, das ihm von Prof. Setchell gütigst zur Verfügung gestellt worden war, einen Teil dieser kalifornischen Hypogaeen eingehender behandeln. Dabei standen ihm aber vor allem vergleichend morphologische Gesichtspunkte im Vordergrund. Eine ins einzelne gehende deskriptiv systematische Bearbeitung der sämtlichen Arten lag aber nicht im Rahmen jener Arbeit und blieb daher immer

noch erwünscht. Es ist nun sehr zu begrüßen, daß die Verfasserin in vorliegender Publikation für die Tuberineen eine solche gibt: Sie unterwarf dabei, was vor allem nötig war, die Harknesschen Originalexemplare einer neuen Untersuchung; dazu kam reiches seither namentlich von Setchell und Gardner gesammeltes Material. So kamen ca. 30 verschiedene Arten zusammen, von denen nur ganz wenige (Pachyphloeus citrinus und Delastria rosea) mit europäischen identisch sein dürften, während andere — insbesondere Tuber-Arten — solchen zwar sehr nahe stehen, aber doch von ihnen abgetrennt werden. Unter diesen 30 Arten befinden sich neben den von Harkness aufgestellten auch eine ganze Reihe von neuen Spezies aus den Gattungen Hydnocystis, Genea, Hydnotrya, Tuber, Piersonia, Geopora und ein nenes Genus Hydnotryopsis. Letzteres kann, wenn wir die Verfasserin recht verstehen, angesehen werden als eine Balsamia, deren Kammern durch komplizierte Einfaltungen und Vorsprünge der Kammerwände ausgefüllt sind. — Vor allem interessiert uns aber, daß die Verfasserin eine Darstellung der phylogenetischen Beziehungen der Tuberineengattungen untereinander zu geben versucht, über die wir hier in eine kurze Diskussion eintreten möchten. Verfasserin unterscheidet zwei Formenreihen, die sich — wie auch ein dritter kurzer Seitenzweig, der von Genea (in die Verfasserin auch Myrmecocystis einschließt) gebildet wird und auch Genabea enthalten müßte — beide von Hydnocystis ableiten. Die eine umfaßt die Gattungen mit frei nach außen mündenden Gängen bzw. Venae externae: sie besteht aus Geopora, z. T. Pseudobalsamia, Stephensia, Pachyphloeus, Hydnotrya, Tuber, Piersonia. Die zweite Reihe dagegen wird gebildet durch Formen mit geschlossenen, hohlkugeligen oder gekammerten Fruchtkörpern: Geopora z. T., Balsamia, Hydnotryopsis; an diese werden aber noch angeschlossen Hydnobolites, Choiromyces und versuchsweise auch Terfezia und Delastria. Die bei Aufstellung dieser zweiten Reihe obwaltende Idee war offenbar die, daß, ebenso wie in der ersten Reihe die nach außen mündenden Gänge, so hier die geschlossenen Kammern bei den höheren Formen durch Hyphengeflecht ausgefüllt werden und die Asci regellose Lagerung annehmen. Es würde diese zweite Reihe Refs. früherer Balsamiaceenreihe, aber in weiterer Fortführung und Ausdehnung entsprechen. Nun hat aber Bucholtz den Nachweis geführt, daß auch bei Balsamia in jüngeren Fruchtkörpern die Kammern nach außen ausmünden, daß somit zwischen dieser Gattung und den eigentlichen gymnokarpen Tuberaceen keine scharfe Grenze besteht, und daher auch unsere Balsamiaceenreihe nicht mehr gehalten werden kann. Derselbe Autor hat ferner auch für Choiromyces einen nahen Anschluß an die eigentlichen Tuberaceen, (in erster Linie ist an Piersonia zu denken) wahrscheinlich gemacht.

Sind aber Balsamia und Choiromyces nicht typisch angiocarp, so lassen sich Delastria und Terfezia mit ihren rundum abgeschlossenen Ascusnestern nicht an sie anreihen; diese behalten vielmehr am ungezwungensten ihren Platz bei den Plectascineen. — Auch in der ersten Reihe will uns einzelnes nicht ganz einleuchten: wir verstehen nicht recht, wie die Verfasserin dazu kommt, Pseudobalsamia mit ihren nach Art von Tuber regellos gelagerten Asci zwischen Geopora, Pachyphloeus und Stephensia zu stellen, welche ein so regelmäßig palissadenförmiges Hymenium besitzen; diese Gattung läßt sich wie uns scheinen will natürlicher an Tuber (Subgenus Aschion) anreihen. Umgekehrt möchte Ref. die Gattung Piersonia nach der Beschaffenheit ihres Hymeniums lieber direkt an Pachyphloeus (Cryptica) anschließen als an Tuber.

Selbstverständlich soll die Erwähnung dieser Punkte, in denen wir mit den Auffassungen der Verfasserin nicht ganz einig gehen können, dem Werte ihrer Untersuchungen keinen Abbruch tun, denn man kann ja in diesen Fragen verschiedene Anschauungen vertreten, und in definitiver Weise wird ein natürliches System dieser Pilze erst dann aufgestellt werden können, wenn wir einmal die frühen Jugendstadien der Fruchtkörper für alle diese Gattungen kennen. Möge das nicht allzulange auf sich warten lassen. Wir möchten hier ferner den Wunsch aussprechen, daß die Verfasserin bald auch eine Bearbeitung der californischen Hymenogastraceen folgen lassen möge. Ed. Fischer.

Markowski, A., Botrytis cinerea als Parasit auf Aesculus parviflora Walt. und Aesculus Hippocastanum.

Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. 1917. **13,** 347 ff.

Ein Zweigsterben an Aesculus parviflora, 1914 im Garten der Forstakademie in Münden beobachtet, bildet den Ausgangspunkt zu dem vorliegenden neuen Beitrag zur Kenntnis des Parasitismus der omnivoren Botrytis. Wie Versuche an den beiden im Titel genannten Holzgewächsen bestätigten, war eine Wunde an einem Aste die Infektionsstelle, von der aus Botrytis in die Rinde und in die oberflächlichen Teile des Holzes eingedrungen und apikalwärts sowie seitwärts weitergewachsen war. Die Rinde war dadurch an der Wundstelle rings um den Ast getötet worden und der Ast infolgedessen über dem Rindenring abgestorben.

Die außerordentliche Lückenhaftigkeit des in der Einleitung gegebenen literarischen Überblicks über den Parasitismus von Botrytis ist wohl auf die Unterbrechung der Arbeit durch den Krieg zurückzuführen, ebenso, wie z. B. der Umstand (S. 368), daß dem Verf. die grundlegende Arbeit

de Barys über den Parasitismus der Sclerotinia Libertiana nur aus Sorauers Handbuch der Pflanzenkrankheiten bekannt geworden ist. Daß aber der Kleekrebs (S. 348) als eine wirtschaftliche Schädigung durch Botrytis bezeichnet wird, ist weniger begreiflich, und wenn man dem Verf. auch darin durchaus beistimmen wird, daß die Arten von Botrytis dringend der wissenschaftlichen Prüfung bedürfen, so scheint es auch nach dem heutigen Stande unseres Wissens doch kaum verständlich, wenn er (S. 350) die Insektenbewohner Botrytis bassiana und tenella ernstlich als Arten der Gattung Botrytis und als Beispiel für deren »Multivorie« anführt.

Der Schlußabschnitt der Arbeit ist dem Versuch gewidmet zu zeigen, daß der Botrytis cinerea echte Sklerotien abgehen, daß es sich vielmehr bei den bisher als solche angesehenen Bildungen des Botrytis-Mycels um Anhäufungen von Appressorien (Haftquasten) handele. Nach den Erfahrungen des Referenten hat der Verf. insoweit Recht, als in künstlichen Neukulturen von Botrytis in der Tat echte Sklerotien selten, sich später dunkelfärbende Appressorienanhäufungen dagegen häufig sind; in der Natur sind Sklerotien dagegen häufig und zwar auf den verschiedensten Substraten. Worauf das verschiedene Verhalten in der Natur und in Kulturen beruht, bleibe dahingestellt. Jedenfalls gleichen auch im anatomischen Bau die echten Sklerotien von Botrytis durchaus denen von Sclerotinia Libertiana u. a., nicht den durch Anhäufung von Appressorien entstandenen »Pseudosklerotien« des Verf. Die Gestalt der Botrytis-Sklerotien scheint weitgehend vom Substrat abhängig zu sein.

Wenn Verf. durch eine neue Definition des Begriffes Sklerotium, insofern er von einem echten Sklerotium verlangt, daß es immer »die Vorstufe zu einer höheren Fruchtform« ist, die Sklerotien von Botrytis, bei denen höchstens ausnahmsweise und vielleicht nicht genügend sicher die Bildung von Apothezien beobachtet worden ist, vom Begriff der Sklerotien ausschließt, so kann Ref. darin nur eine durchaus willkürliche Änderung des ursprünglichen Begriffes erblicken, ganz abgesehen davon, daß sicherlich bei vielen Sklerotien die äußeren Verhältnisse die Art der Auskeimung bestimmen. Behrens.

Rudau, B., Vergleichende Untersuchungen über die Biologie holzzerstörender Pilze. (Mit Tafel XII—XVII.)

Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. 1917. **13,** 375 ff.

Verf. hat im botanischen Institut der Universität Königsberg die Einwirkung des Polyporus igniarius auf Alnus incana, Betula alba, Carpinus betulus, Salix alba × fragilis, Populus tremula, Quercus robur, Fagus silva-

tica, Pirus malus, Prunus domestica, Pr. cerasus, Pr. cerasifera, Ulmus campestris, Hippophaë rhamnoides (die 3 letzten neue Wirtspflanzen) untersucht mit dem Ergebnis, daß zuerst der innere Splint weißfaul wird, und daß das weißfaule Holz gegen das gesunde durch einen dunkelbraunen Wundkern abgegrenzt wird, dessen Bildung nicht Thyllenbildung in den Gefäßen vorausgeht. Nur bei der Eiche fehlt der Wundkern, wie bei ihr (und beim Walnußbaum) auch die Zersetzung im äußeren Splint beginnt und nach innen fortschreitet. Die Wundkernbildung ist schon eine — und zwar die erste — Folge der Abtötung der Holzzellen durch den Pilz und seine Tätigkeit, nicht wie u. a. Frank wollte, eine Schutzzone gegen weiteres Vordringen des Pilzes. Die Zersetzung geht dann weiter und endet in dem Zustand der sogenanten Weißfäule. Die Auflösung der Holzsubstanz im Libriform erfolgt unmittelbar im ganzen oder über das Zwischenprodukt Zellulose hinweg. Tracheen, Tracheiden und Holzparenchym zeigen bei ihrer Zersetzung nie Zellulosereaktion. Nach der Lösung der Stärke, Eiweißstoffe und Membranen zu urteilen, scheidet das Pilzmycel stärkelösende, proteolytische und cytolytische Enzyme aus. Verkorkte Zellen werden mechanisch gesprengt, ein Durchwachsen des Mycels durch verkorkte Membranen in der Rinde wurde nicht beobachtet. Daher kann der Pilz nur durch Wunden, Spalten oder Risse in die Bäume eindringen.

Erwünscht wäre experimentelle Prüfung der aus den Beobachtungen von befallenen Bäumen gezogenen Schlüsse mit Hilfe von Kulturen des Pilzes. Behrens.

Hesselmann, Studien über Nitratbildung in natürlichen Böden und ihre Bedeutung in pflanzenökologischer Hinsicht.

Mitteilungen der schwedischen forstlichen Versuchsanstalt, Stockholm 1917. Heft 13—14. p. 297—422. Mit vielen Abbildungen u. Tabellen, Schwedisch mit deutscher Zusammenfassung.

—, On the effect of our regeneration measures on the formation of salpetre in the ground and its importance in the regeneration of coniferous forests.

Ebenda. p. 923—1076. Mit Abbildungen und Tabellen. Schwedisch mit englischer Zusammenfassung.

—, Studien über die Verjüngungserscheinungen der norrländischen Kiefernheiden.

Ebenda. p. 1221—1286. Mit Abbildungen und Tabellen. Schwedisch mit deutscher Zusammenfassung.

Die drei Arbeiten (s. d. folg. Ref.) bedeuten eine wesentliche Förderung unserer Einsicht in die Lebensbedingungen der Pflanzengesellschaften und sind auch wegen ihrer Methodik von botanischem Interesse. Der Verf. hat die auf Nitratbildung zu untersuchenden Bodenproben nicht nach Bodenarten, sondern nach Pflanzenvereinen ausgewählt und ihre salpeterbildende Kraft nicht nur direkt im Erlenmeyerkolben und aus ihrem Verhalten zu Amoniumsulfat, sondern auch aus dem Salpetergehalt der Arten jener Gesellschaften erschlossen, der mit Diphenylamin und Schwefelsäure leicht zu erkennen ist (vgl. Stahl, Sinn der Mycorhizabildung. Jahrb. f. w. Bot. 1901 Bd. 34). Hohe Nitrifikationskraft zeigte sich in mehr geschlossenen Laubholzbeständen mit Pulmonaria, Adoxa, Stachys, Geum, Stellaria, Mercurialis perennis, Urtica dioica und anderen; ferner in kräuterreichen Erlenwäldern und in den sogenannten Haintälchen: Randformationen kleiner Wasserläufe mit Birken, Erlen und reichem Unterwuchs. Rubus idaeus und Epilobium angustifolium erwiesen sich hier, wenigstens in der Jugend, stets salpeterhaltig, so daß sie als Leitpflanzen stattgehabter Nitrifikation dienen konnten. In kräuterreichen Fichten- und Kiefernbeständen entwickelt sich infolge von Durchlichtung eine reichlich Salpeter speichernde üppige Flora und auch in moosreichen Nadelwäldern mit saurem Humus treten schon wenige Monate nach einer Lichtung auf den Blößen Epilobium angustifolium, Senecio silvaticus, Taraxacum officinale als Salpeter speichernde Pflanzen auf. Nach einem Jahre hat die Salpeterbildung noch zugenommen und die Zahl der Speicherpflanzen sich noch vermehrt; nach 4 Jahren speicherte Epilobium keinen Stickstoff mehr, wohl aber Himbeere nebst inzwischen eingewanderten Sonchus arvensis und Cirsium lanceolatum. Wo die Humusdecke im Nadelwald mehr rohhumusartig ist, beschleunigt zwar Lichtung deren Zersetzung, aber es findet zunächst keine Nitrifikation statt. Charakterpflanze ist dann Aira flexuosa, während, wenn Nitrifikation eintritt, Epilobium, Arenaria trinervia, Galeopsis bifida, Senecio silvaticus, Rumex acetosella und andere „Nitratophilen" erscheinen. Diese Pflanzen nebst Himbeere treten auch inmitten der Aira-vegetation in der Nähe alter Baumstümpfe und liegen gebliebenen Zweigwerks, auf Windbruchschlägen, wo mit den herausgerissenen Wurzelstöcken die Lagerung des Bodens gestört ist, endlich auch in der Umgebung von Sägemühlen, wo Holz vermodert, auf: überall als Zeichen stattgehabter Nitrifikation. Auch Brennen begünstigt die Nitrifikation, wie denn auch auf Brandflächen in Nordamerika Epilobium angustifolium und Rubus strigosus sich einfinden. Wenngleich Nitratdüngung schädigen kann, weil sie leicht alkalische Reaktion im Boden hervorruft, so ist doch die langsam

fließende Salpeterzufuhr aus nitrifizierendem Humus für Bäume die beste Stickstoffquelle. So erklärt es sich, daß, wie Albert und Möller (1916) nachwiesen, namentlich die Eiche für Rohhumusdüngung sehr dankbar ist.

Zahlreiche Vegetationsbilder nach Photographien helfen neben den deutschen und englischen Zusammenfassungen die Arbeiten für Nichtkenner des Schwedischen verständlich zu machen. Außer der hier angeführten Auswahl aus dem reichen Inhalt findet der Leser darin noch manche bodenkundlich wichtige Bemerkung. Ferner wird die Bedeutung der Salpeterbildung für das Wachstum der Bäume und die Verjüngung der schwedischen Nadelwälder behandelt und gefolgert, daß der Forstmann durch Bodenbearbeitung oder Brennen alles dreies fördern kann. Etwas mehr hätte vielleicht der Einfluß des Menschen berücksichtigt werden können, der Salpeterpflanzen mit seinen Kleidern und Geräten in den Wald trägt und an den Arbeitsstätten durch seine Ausscheidungen zum nitrifizierenden Faktor wird. Büsgen.

Hesselmann, H., Studier över Salpeterbildningen i Naturliga Jordmåner och dess Betydelse i växtekologiskt toseende. Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt. Stockholm. 1917. Häft 13/14 S. 297 ff.

Die von einer ausführlichen deutschen Inhaltsübersicht begleitete Arbeit behandelt die Bedingungen der Nitratbildung in natürlichen Böden, die im Gegensatz zu den Verhältnissen in Kulturböden bisher wenig untersucht worden sind. Dabei ergab sich, daß die Salpeterbildung auch in natürlichen Böden eine erheblich wichtigere Rolle spielt, als meist angenommen wird. Zur Prüfung des Bodens auf sein Nitrifikationsvermögen diente die Einimpfung in kaliumphosphathaltige und mit Magnesiumkarbonat beschickte Ammonsulfatlösung, die Bestimmung der Salpeterbilanz in feucht gehaltenen Bodenproben und die Feststellung des Salpetergehalts in den Pflanzen, die auf den zu prüfenden Böden wuchsen.

Die drei Methoden, die sich gegenseitig ergänzen, führten zu dem Ergebnis, daß der Stickstoff nur in Rohhumusböden nicht in Salpeter übergeführt wird, und daß solche Böden nur dort sich bilden, wo die löslichen Salze (Elektrolyte) aus den Böden immer wieder weggeführt, ausgewaschen werden. Wo die Humusbildung in Gegenwart der löslichen Bodensalze vor sich geht, wo die organische Substanz also durch Würmer oder Insekten mit der Mineralerde gemischt wird oder wo ihr Bodensalze (Calciumbikarbonat) durch strömendes Wasser zugeführt werden, da entstehen Mullböden, in denen mehr oder weniger lebhafte Nitrifikation stattfindet, so daß auf solchen Böden die Bodenpflanzen

vielfach stark salpeterhaltig werden. Dies gilt unter den natürlichen Pflanzenbeständen Schwedens insbesondere von den geschlossenen Beständen der Buche und Eiche, von den aus edlen Laubbäumen (außer den vorgenannten aus Ulme, Esche usw.) bestehenden Mischwäldern, von den sogenannten Haintälchen (Grevillius), wie man die Laubholzbestände der kleinen Tälchen an Bächen, kleinen Flüssen u. dergl. bezeichnet, sowie von den kräuterreichen Erlenwäldern an den Seen und an der Ostsee. Selbst im Hochgebirge zeigt sich noch der günstige Einfluß rieselnden Wassers auf die Salpeterbildung im Boden. Auch in den Laubwiesen, kräuterreichen wiesenartigen ganz lichten Laubholzbeständen, und in kräuterreichen Fichtenwäldern findet Salpeterbildung statt, während es allerdings seltener zur Anhäufung von Nitraten in den Pflanzen der Bodenvegetation kommt. Auf bloßgelegtem Mineralboden tritt vielfach eine salpeterliebende Flora mit reicher Salpeterspeicherung auf, und auch in den Pflanzenbeständen der Felsen sind salpeterspeichernde Arten häufig. Selbst in Torfboden (Niederungsmoor) findet Salpeterbildung statt, sobald er unter dem Einfluß rasch bewegten Wassers steht, oder gar nachdem er durch Drainage trocken gelegt ist, und dann findet sich auch reicher Nitratgehalt in gewissen Pflanzen auf dem Moor. In moos- und flechtenreichem Nadelwald findet keine Salpeterbildung statt; der Abbau der organischen Stickstoffverbindungen führt nur bis zum Ammoniak.

Die Nitrifikation ist nicht in erster Linie abhängig von der Reaktion des Bodens. Selbst in saueren Böden, die bei Einimpfung in Ammonsäuresulfatlösung nur langsam nitrifizieren, können sich bei Lagerung bedeutende Mengen Salpeterstickstoff bilden. Solche Böden zeichnen sich gewöhnlich durch größeren Stickstoffgehalt des Humus und durch größeres Ammoniak-Abspaltungsvermögen vor den nichtnitrifizierenden gleichartigen Böden aus. Moore, die auf Böden mit mineralarmem Wasser entstehen, entbehren natürlich der Fähigkeit der Salpeterbildung.

In baumartigen Pflanzen konnte Verf. nur vereinzelt, bei Ulme, Hasel, Esche, Salpeterspeicherung feststellen, macht aber mit Recht darauf aufmerksam, daß daraus nicht geschlossen werden darf, Salpeter werde von den Bäumen nicht aufgenommen. Im Gegenteil leitet Verf. aus den bisherigen Beobachtungen über das Gedeihen der Bäume auf verschiedenen Böden und über den Einfluß verschiedener Stickstoffdünger die Vermutung ab, daß wenigstens Eiche, Buche, Linde, Esche, Erle Salpeter lieben. Entgegenstehende Beobachtungen, z. B. Hiltners Beobachtung des nachteiligen Einflusses von Salpeter auf die Knöllchenbildung der Erle, sind nach Verf. vielleicht nicht auf den Salpeter als solchen, sondern auf sekundäre, durch den Salpeterzusatz zur Nähr-

lösung hervorgerufene Veränderungen, etwa der Reaktion, zurückzuführen. Auch für die Fichte scheint der Salpeter die beste Stickstoffquelle zu sein; wenigstens gehören in Schweden die kräuterreichen Fichtenwälder, also auf Böden, die reichlich Salpeter bilden, zu den besten. Und nach Vogel von Falckenstein scheint selbst für die Kiefer die Bonität des Bodens in unmittelbarer Beziehung zum Nitrifikationsvermögen zu stehen.

Das weist, nebenbei bemerkt, darauf hin, daß bezüglich der Rolle der Mykorhiza gewisse Überraschungen und infolgedessen eine gründliche Änderung der Auffassung bei weiterem Fortschritte der Forschung nicht ausgeschlossen sein dürften. Verf. wird seine Untersuchungen fortsetzen und insbesondere auf den Einfluß der Bestandespflege auf die Stickstoffumsetzungen im Waldboden ausdehnen. Behrens.

Grebe, C., Studien zur Biologie und Geographie der Laubmoose. I. Biologie und Ökologie der Laubmoose.

Hedwigia. 1917. **49.** Auch in Buchform, Verlag C. Heinrich in Dresden. 8. V. + 205. S.

Von der vom Verf. geplanten Arbeit liegt bis jetzt der erste Teil vor, der die Biologie und Ökologie der mitteldeutschen Laubmoose behandelt, während ein weiterer Abschnitt über die geographische Verbreitung sowie ein Standortsverzeichnis der Laubmoose des mitteldeutschen Berglandes später folgen sollen.

Was die Arbeit des Verfs. über die üblichen systematischen Aufzählungen weit emporhebt, das sind die mühevollen, ein Leben lang durchgeführten biologischen Beobachtungen an Laubmoosen, die hier in einer bisher von keiner anderen Seite gebotenen Fülle zusammengestellt sind. Deshalb kann hier auch nicht auf Einzelheiten eingegangen werden, vielmehr soll nur eine kurze Inhaltsübersicht geboten werden. Zunächst werden die Humusbewohner und der Einfluß des Substrates auf die Morphologie der Moose geschildert, dann folgen die Wasser- und Sumpfmoose und die xerophytischen Moose. Weitere Kapitel befassen sich mit dem Verhalten der Laubmoose gegen Licht und Schatten, mit den Formationen der Wälder auf kalkhaltiger Unterlage und auf frischem Mineralboden. Die drei letzten Abschnitte behandeln Blüten-Biologisches, das Peristom und seine Tätigkeit sowie die Zweckmäßigkeit der Organbildung bei den Laubmoosen.

Beim Durchsehen der Arbeit des Verfs. habe ich bedauert, daß nicht auch einige experimentelle Untersuchungen zur Erhärtung mancher Angaben angestellt wurden, die Verf., der ja dauernd mit dem Wald und

seinen Moosen in Berührung steht, doch sicher nicht schwer gefallen wären. Dann wäre die Arbeit erst recht zu einer Biologie geworden. Ferner sind leider mehrere neuere Arbeiten zur Biologie der Laubmoose nicht berücksichtigt, z. B. auch nicht die zweite Auflage von Goebels Organographie, die ja eine solche Menge von Beobachtungen und Anregungen enthält, daß deren Verarbeitung mit dem überaus reichen Beobachtungsmaterial des Verfs. eine lohnende Aufgabe gewesen wäre. Auch hätte eine bildliche Darstellung mancher morphologischer Merkmale das Buch sicher noch viel anregender gestaltet.

Aber wenn man von diesen Beanstandungen absieht, dann haben wir in dieser Biologie der Laubmoose eine solche reichhaltige Sammlung von Beobachtungen an deutschen Moosen vor uns, daß niemand, der sich mit der Laubmoosbiologie fernerhin beschäftigen will, daran achtlos vorüber gehen darf. K. Müller.

Klebs, G., Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen.

Biolog. Zentralbl. 1917. **37**, 373—415.

Die vorliegende Arbeit bringt Mitteilungen über neue Erfolge der vom Verf. fortgesetzten Versuchsserien und verbindet mit dem Bericht über sie theoretische Erörterungen, in welchen der Verf. zu den Äußerungen anderer Autoren kritisch Stellung nimmt.

Der erste Teil beschäftigt sich wieder mit der Buche: Durch Bestrahlung mit Osramlampenlicht gelang es, Buchenwinterknospen zum Treiben zu bringen, bei wiederholtem Wechsel von künstlichem und Tageslicht, die Buche mehrere Male hintereinander zum Wachstum anzuregen bzw. zur Ruhe kommen zu lassen. Neuerdings wurde es möglich, das Treiben im Tageslicht sich fortsetzen zu lassen und Buchenzweige bis acht Monate fortdauernd im Treiben zu erhalten. Auch die Eiche vermag zu jeder Jahreszeit zu wachsen; Verf. konnte sie durch den Wechsel von Licht und Dunkelheit sieben Mal in einem Jahre zum Treiben bringen. Die Aufhebung der Ruhe wird bei Quercus pedunculata durch Dunkelheit bewirkt. Bei Bäumen mit sympodialem Zweigbau geht die Zweigspitze am Ende einer Vegetationsperiode zugrunde: Verf. gelang es, Ailanthus glandulosa zu abnorm langem Treiben zu bringen und durch geeignete Ernährung auch über die Ruheperiode den Vegetationspunkt zu erhalten. — Ähnliche Versuche wie mit jenen Arten stellte Verf. mit Robinia pseud-acacia, Ficus geocarpa und mehreren Gymnospermen an.

Der theoretische Teil beschäftigt sich hauptsächlich mit Knieps und

Webers Veröffentlichungen. Kniep folgert aus dem Umstand, daß zu verschiedenen Jahreszeiten verschiedene äußere und innere Bedingungen erforderlich seien, um ein Gewächs zum Treiben zu bringen, daß in der spezifischen Struktur der betreffenden Arten die unterschiedlichen, periodisch wechselnden Reaktionsweisen der Pflanzen begründet seien; Verf. erklärt diese Folgerung — nach Ansicht des Ref. mit Recht — nicht für überzeugend. Seine Auffassung vom Wachstum der Pflanzen und dessen Abhängigkeit von den äußeren Bedingungen erläutert Verf. durch einen Vergleich: wie das Brennen einer Flamme nicht aufhören kann, so lange die nötigen Stoffe zu- und die entstandenen Reaktionsprodukte schnell genug abgeführt werden, ebensowenig wird auch das Wachstum eines Vegetationspunktes stille stehen können, so lange Nahrungsstoffe in wichtiger Quantität und Qualität zuströmen und die Reaktionsprodukte abgeschieden werden können. Auf den letzten Punkt ist freilich nach Meinung des Ref. besonderes Gewicht zu legen, da es fraglich erscheinen muß, ob in den zur Diskussion gestellten Fällen und überhaupt bei irgendwelchen vegetabilischen Objekten eine vollkommene Abscheidung wachstumhemmender Reaktionsprodukte möglich ist.

Eingehend äußert sich Verf. ferner über Sinn und Berechtigung des viel mißbrauchten Ausdrucks Autonomie; ihn auf tote Systeme anzuwenden, wie Ref. es getan, hält der Verf. für durchaus unangemessen. Ref. darf dazu bemerken, daß er die kausale Bedingtheit der in jenen toten Systemen sich abspielenden Prozesse nie verkannt hat. —

Gegen Weber wendet sich der Verf. z. B. in Hinblick auf dessen Hypothese von Refraktärstadium und Ermüdungstoxinen. Des Verfs. Einwände muß Ref. insofern auch auf sich beziehen, als er 1916 zu ähnlichen Auffassungen sich bekannt hat. Ref. hält die Hypothese, daß während des Wachstums in den Pflanzen Stoffe entstehen können, die das Wachstum hemmen, und die man mit den Ermüdungstoxinen vergleichen kann, nicht für aussichtslos; daß die Produktion jener hypothetischen Stoffe von den Außenweltsbedingungen in hohem Maße abhängig sei, und durch sie beschleunigt oder hinausgeschoben werden kann, müßte freilich als selbstverständlich eingeräumt werden. Küster.

Wangerin, W., Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsverhältnisse einiger Moore der Provinz Westpreußen und des Kreises Lauenburg in Pommern.

Teil I. Ber. d. westpreuß. bot. zool. Ver. Danzig. 1915. **38.** Teil II. Ebenda. 1918. **40.**

Die beiden floristisch-pflanzengeographischen Arbeiten sind dem Verlangen entsprungen, bei der gegenwärtig sehr rasch fortschreitenden Melio-

ration der Moore noch ein Bild der ursprünglichen Vegetation festzuhalten und zu ermitteln, ob etwa Bestände darunter sind, denen durch Naturschutz eine dauernde Erhaltung gesichert werden muß. Von einer sehr großen Anzahl Moore werden eingehende Formationsschilderungen gegeben, auf die hier im einzelnen nicht eingegangen werden kann. Irgendwelche besondere Züge sind, wie Verf. selbst hervorhebt, kaum vorhanden. Erwähnung verdient das Eindringen einiger atlantischer Komponenten, wie Myrica Gale, Erica Tetralix und Hydrocotyle vulgaris, deren Hauptverbreitung weiter im Westen liegt, und das sporadische Auftreten des nordischen Rubus chamaemorus, der indes nur einmal bei Wobensin im Lebatale in größerer Menge erscheint. Den Schluß der beiden Arbeiten bildet eine allgemeine Gliederung der Bestände, die hier in kurzen Zügen wiedergegeben werden mag.

A. Flachmoorsümpfe und Flachmoorwiesen.

I. Formation. Verlandungsbestände.
II. „ Flachmoorsümpfe (Phragmitetum usw.).
III. „ Schwingflachmoorwiesen (Hypneto-Caricetum).
IV. „ Standflachmoorwiesen.

B. Flachmoorgehölze.

I. Formation. Erlensumpfmoorwald.
II. „ Standflachmoorwälder (Erlenstandmoor, Birkenflachmoor).

C. Zwischenmoorwälder.

I. Formation. Zwischenmoormischwald (Birke, Kiefer).
II. „ Kiefernzwischenmoorwald (mit Ledum, Vaccinium usw.).

D. Reiserzwischenmoore.

I. Formation. Moosarme Bestände (Myrica-Callunetum usw.).
II. „ Bestände mit reichlicher Sphagnumvegetation (Sphagneto-Betuletum, Sphagneto-Pinetum, Sphagneto-Ericaleto-Callunetum usw.).

E. Weißmoore (Sphagnetum ohne Baum- und Reiserbestand).

I. Formation. Reine Sphagnioprata.
II. „ Sphagneto-Cariceta.

Diese Gliederung fügt sich derjenigen an, die Verf. schon in einer allgemeinen Darstellung in den Ber. d. deut. bot. Ges. 35. 1915 gegeben hat. Der Ausdruck »Hochmoore« wird seiner Vieldeutigkeit halber aus der Terminologie gestrichen. Er ist indes schon so eingebürgert, daß sich ein solches Verfahren kaum wird durchführen lassen.

P. Stark.

Linkola, K., Studien über den Einfluß der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladoga-See. I. Allgemeiner Teil.

Acta Soc. p. Fauna et Flora Fennica. 1916. **45,** 429 S., 6 Fig. im Text, 6 Tab. und 20 Karten.

In Finnisch-Karelien gibt es noch fast kulturfreie Gegenden, deren Vegetation sich teils im Urzustande befindet, teils durch einfache Eingriffe, namentlich Abbrennen, Veränderungen erlitten hat. Diese primitiven Gebiete liefern dem Vegetationsanalytiker den Schlüssel dazu, allgemein die gegenwärtigen Zustände der Pflanzendecke mit den ursprünglichen zu vergleichen, und auch für stärker umgestaltete Landschaften, z. B. das engere Ladoga-Gebiet, die Frage untersuchen zu können, wie die spontanen Arten in ihrem Vorkommen von der Kultur beeinflußt werden. Die Methode des Verfs. besteht darin, durch genaue Aufnahmen der Pflanzenbestände — sowohl in ursprünglicher Verfassung, wie in mehr oder wenig veränderter — festzustellen, wie sich die Arten nach Standort, Lebensweise und Frequenz zu jenen Phasen verhalten. Seine Ergebnisse weisen sehr tiefreichende Einflüsse der Kultur nach. Im Ladoga-Gebiet ermittelt er 36%, in den binnenwärts angrenzenden Landschaften etwa 26% eingewanderte Anthropochoren — ähnliche Zahlen, wie man sie in Schweden gefunden hat. Aber auch von den alteingesessenen Arten haben nicht weniger als 51% von den Kulturwirkungen Vorteil gezogen, indem sie von ihren ursprünglichen Standorten aus sich an Stellen ansiedelten, die ihnen erst im Gefolge der Kultur zugänglich geworden sind. Diese »Apophyten« bilden mit den Anthropochoren zusammen eine Gruppe von kulturbegünstigten Arten, die volle 63 bis 65% der gesamten Flora ausmachen. Für fast zwei Drittel aller Arten des Gebietes ist also die Kultur von Nutzen gewesen; etwa 21% verhalten sich ziemlich gleichgültig, nur 16% scheinen wirklich geschädigt. Die gegenwärtige Verbreitung jener Mehrheit beweist, daß im ganzen die Kultur sehr verallgemeinernd auf das Vorkommen der Pflanzen gewirkt hat.

Bei der Ermittelung dieser Tatsachen gewinnt Linkola nebenher noch manche für das Wesen der Florenbildung interessante Daten. In gleicher Richtung förderlich sind seine Untersuchungen über die Ausbreitung der Anthropochoren im Gebiet und ihre Abhängigkeit von verschiedenen Kulturfaktoren. Im exakter Lösung mehrerer hergehöriger Fragen hat er die Einzelfloren von 56 »Kulturstellen« in verschiedenen Teilen seines Revieres in extenso aufgenommen. Es ergibt sich, daß die Zahl der die Kultur begleitenden Arten im großen und ganzen dem Alter und Umfang der Kulturstellen proportional ist. Positive oder negative

Abweichungen beruhen nicht auf »Zufall«, sondern erklären sich aus der Stufe der Landwirtschaft und dem Alter des Acker- oder Gartenbaues an dem betreffenden Orte, aus der Verwendung fremden Saatgutes, dem Zustande der Verkehrsmittel und dergleichen. Mittelbar hängen sie also z. B. auch von der Bildungsstufe der Bewohner ab! L. Diels.

Höfler, K., Die plasmolytisch-volumetrische Methode und ihre Anwendbarkeit zur Messung des osmotischen Wertes lebender Pflanzenzellen.

Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1917. **35**, 706—726. Mit 3 Abbild. im Text.

Die Untersuchung befaßt sich mit den stärkeren, die Grenzplasmolyse überschreitenden Kontraktionen der Protoplasten. Als „Grad der Plasmolyse" wird definiert die Maßzahl für das Verhältnis zwischen dem Volum des kontrahierten Plasmaschlauchs V_p, und dem Innenvolum der entspannten Zelle V_z, alo $G = V_p/V_z$. Dieses Verhältnis läßt sich natürlich nur bei Zellen von sehr regelmäßiger — kugliger, zylindrischer, prismatischer — Gestalt genau bestimmen, aber hier nach mikrometrischer Messung der Achsen auf recht einfachem rechnerischen Weg. Dem Ref. will übrigens scheinen, als ob die Definition bzw. die Benennung nicht sehr zweckmäßig gewählt wäre. Der „Grad der Plasmolyse" nimmt ja ab mit zunehmender Plasmakontraktion, und der Wert $G = 1$ entspricht dem Fehlen von Plasmolyse. Der Ausdruck $1 - G$ würde das, was man unter Grad zu verstehen pflegt, wohl eher darstellen.

Unter der Voraussetzung, daß der osmotische Druck des Zellsafts mit der Verringerung des Lösungvolums bei der Kontraktion des Plasmaschlauchs im selben Verhältnis steigt wie der osmotische Druck der gewöhnlich verwendeten Rohrzuckerlösung mit deren räumlicher Konzentration, läßt sich aus jedem beliebigen Grad der Plasmolyse der Zuckerwert O des Zellsafts für jedes beliebige Zellvolum berechnen, z. B. auch, wie der Verf. bis jetzt ausschließlich getan hat, für den Zustand, in dem die Membran eben spannungslos geworden ist, also für den Grad 1; der als Produkt aus Konzentration der plasmolysierenden Lösung C und Grad der Plasmolyse G gewonnene Wert $O = C \cdot G$ muß dann der plasmolytischen Grenzkonzentration entsprechen. Umgekehrt weist die Übereinstimmung der aus verschiedenen Plasmolysegraden berechneten Werte $C \cdot G$ darauf hin, daß die Abhängigkeit des osmotichen Drucks von der räumlichen Konzentration bei Zellsaft und Plasmolytikum die gleiche ist. Dieses Verhalten, Gleichheit mehrerer in „Stufen- oder Proportionalitätsversuchen" an derselben Zelle gewonnenen Produkte $C \cdot G$, findet sich tatsächlich bei Objekten, für die nach der Annahme des

Verf. die sehr geringe Dicke des Plasmaschlauchs kennzeichnend ist, z. B. bei Parenchymzellen aus dem Stengel von Tradescantia guianensis, doch auch hier nicht immer. In »mehreren sehr genauen« Versuchen mit Tradescantia nahmen die Werte für O stetig ab mit zunehmender Konzentration der Zuckerlösung, der osmotische Druck des Zellsafts wird hier also mit der Konzentration nicht so rasch gestiegen sein wie der einer Rohrzuckerlösung. Der Verf. verfährt bei diesen Stufenversuchen so, daß er die Schnitte in der niedrigsten, aber schon kräftig plasmolysierenden Konzentration über Nacht verweilen läßt und dann für je 2—3 Stunden in stufenweise steigende Konzentrationen bringt, wobei die Einstellung auf den neuen osmotischen Druck bei völliger Gesundheit des Protoplasten mit Sicherheit eintritt.

Bei anderen Objekten, wie Spirogyra, wird der Wert $O = C \cdot G$ um so größer, je höher die Konzentration der zur Plasmolyse verwendeten Lösung ist. Der Verf. ist der Überzeugung, daß diese Abweichungen auf das hier nicht zu vernachlässigende Volum des Plasma zurückzuführen sind. Bei der Plasmolyse bleibt ja der Quellungsgrad und damit das Volum des Plasma wohl ziemlich unverändert, während der Zellsaftraum sich verkleinert, und das gesamte Zellvolum fällt also gegenüber dem für die Berechnung allein maßgebenden Zellsaftraum verhältnismäßig um so größer aus, je höher die Konzentration des Zellsaftes wird. Der für die eben turgorlose Zelle giltige Wert O kann deshalb in solchen Fällen nur durch Extrapolation aus mehreren Bestimmungen mit verschiedenen C-Werten berechnet werden, oder es ist nötig, den Anteil des Plasma am Zellvolum direkt zu bestimmen und in Rechnung zu stellen.

Nach dem Wortlaut (S. 719) hat es den Anschein, als zöge der Verf. aus den Ergebnissen seiner „Stufenversuche" den Schluß, daß der osmotische Druck des Zellsafts proportional der räumlichen Konzentration sei. Dem wäre natürlich nicht zuzustimmen, weil dieses Verhalten ja auch für den als Vergleichsmaß dienenden Rohrzucker nicht zutrifft. Nach brieflicher Mitteilung des Verf.s liegt auch nur eine Ungenauigkeit im Ausdruck vor, und, was wichtiger ist, die kurze Bemerkung (S. 721) ist nicht so zu verstehen, als ob sich die geprüften Objekte in den Stufenversuchen bei Verwendung von Salzen genau verhielten wie gegenüber Rohrzucker. Es ist leicht einzusehen, daß durch solche Stufenversuche vielleicht über die isotonischen Koeffizienten von Zucker- und Salzlösungen bei beliebigen Konzentrationen Aufschluß gewonnen werden kann.

Gegenüber der bisherigen Übung, die Grenzplasmolyse ins Auge zu fassen, hat das neue Verfahren den Vorzug, daß auch bei sehr un-

gleichmäßigem osmotischen Wert der einzelnen Zellen des zu prüfenden Objekts solche Konzentrationen des Plasmolytikum gewählt werden können, in denen sämtliche Zellen Plasmolyse zeigen. Es lassen sich also sicherer als bisher wirkliche Mittelwerte bestimmen. Vor allem wird aber die Methode der Volummessung bei Studien der Permeabilitätsverhältnisse, über die der Verf. schon Mitteilungen in Aussicht stellt, gute Dienste leisten. Renner.

Neue Literatur.

Zelle.

Guilliermond, A., Sur la nature et le rôle des mitochondries des cellules végétales; réponse à quelques objections. (C. R. Soc. Biol. Paris. *1917*. **70,** 917—924.)

—, Sur les phénomènes cytologiques de la dégénérescence des cellules épidermiques pendant la fanaison des fleurs. (Ebenda. 726—729.)

Gewebe.

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl. Leipzig, W. Engelmann. *1918*. 670 S.

Magnus, W., Wund-Callus und Bakterien-Tumore. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918*. **36,** 20—30.)

Nienburg, W., Neue Wege der phylogenetischen Pflanzenanatomie. (Naturwissenschaftl. Wochenschr. *1918*. N. F. **17,** 105—112.)

Morphologie.

Guignard, L., Sur le développement et la structure de l'ovule chez les Apocynacées et les Asclépiadacées. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917*. **165,** 981—987.)

Physiologie.

André, G., Sur le rapport qui existe, dans les tissus végétaux, entre les éléments acides et les éléments basiques. (Bull. Soc. chim. France *1917*. **4,** XXI bis XXII, 258—271.)

Appel, M., Über den Wert der von der Croneschen Nährlösung. (Zeitschr. f. Bot. *1918*. **10,** 145—161.)

Blumenthal, H., Zur Kenntnis der Absterbeerscheinungen an Ausläufern und Rhizomen. (Diss. Göttingen.) Tübingen, H. Laupp jr. *1917*. 98 S.

Boysen-Jensen, P., Studies on transpiration in high-moor-plants. In: Petersens »Maglemose i grib skov.« (Bot. Tidskr. *1917*. **36,** 144—154.)

Breazeale, J. F., Formation of »black alkali« (sodium carbonate) in calcareous soils. (Journ. agr. Res. *1917*. **10,** 541—589.)

Brenchley, W. E., Organic plant poisons. (Ann. of Bot. *1917*. **31,** 447—456.)

Brown, W., Studies in the physiology of parasitism. IV. (Ebenda. 489—498.)

—, and **Heise, G. W.,** The application of photochemical temperature coefficients to the velocity of carbon dioxide assimilation. (Philippine Journ. Sc. C. Bot. *1917*. **12,** 1—24.)

—. —, The relation between light intensity and carbon dioxide assimilation. (Ebenda. 85—95.)

Buchner, E., und **Skraup, S.**, Neuere Ansichten über die Zymase. (Sitzgs.-Ber. physik.-med. Ges. Würzburg. *1917.* 58—64, 65—76.)

Cavara, F., und **Parisi, R.**, Über die Widerstandsfähigkeit der Pflanzen gegen das Verwelken. (Intern. agr.-techn. Rundschau. *1917.* **8**, 217—220.)

Combes, R., Recherches biochimiques expérimentales sur le rôle physiologique des glucosides chez les végétaux. (Rev. gén. Bot. *1917.* **29**, 321—332, 353—375.)

Coupin, H., Sur l'excrétion acide des racines (C. R. Ac. Sc. Paris. *1917.* **165**, 564—566.)

Damm, O., Neue Forschungen über die Aneignung des Kohlenstoffs durch die grünen Pflanzen. (Prometheus. *1917.* **29**, 93—94, 105—106.)

Degli, A. M., Die Aufgaben der Oxydasen bei der Verbesserung der Anbaupflanzen. (Int. agr.-techn. Rundschau. *1917.* **8**, 425—428.)

Denny, F. E., Permeability of membranes as related to their composition. (Bot. Gaz. *1917.* **63**, 468—485.)

Euler, H., u. a., Zur Kenntnis der Zymophosphatbildung bei der alkoholischen Gärung. (Zeitschr. physiol. Chem. *1917.* **100**, 202—208.)

—. **Ohlsén, Hj.**, und **Johannson, D.**, Über Zwischenreaktionen bei der alkoholischen Gärung. (Biochem. Zeitschr. *1917.* **84**, 402—408.)

Haberlandt, G., s. unter Gewebe.

Lundegårdh, H., Über Beziehungen zwischen Reizgröße und Reaktion bei der geotropischen Bewegung und über den Autotropismus. (Bot. Notiser. *1918.* 65—118.)

Meyer, A., Die angebliche Fettspeicherung immergrüner Laubblätter. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36**, 5—10.)

Morosov, V. A., Einfluß der Alkalität der Lösungen auf den Stoffwechsel der stickstoffhaltigen Substanzen bei den jungen Erbsentrieben. (Arb. landw. Instit. Moskau. *1916.* **10**, 384—390.)

Pfeiffer, T.. Der Vegetationsversuch als Hilfsmittel zur Lösung von Fragen auf dem Gebiete der Pflanzenernährung. Berlin, P. Parey. *1917.* 283 S.

Pieper, E. J., u. a., s. unter Pilze.

Preuß, A., s. unter Angiospermen.

Tröndle, A., Sur la perméabilité du protoplasme vivant pour quelques sels. (Arch. Sc. phys. et nat. *1918.* **45**, 38—54, 117—132.)

—, Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut und die Methode der Permeabilitäts-Koeffizienten. (Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. Zürich. *1918.* **63**, 187—213.)

—, Über die diosmotischen Eigenschaften der Pflanzenzelle. (Ebenda. *1916.* **61**, 465—473.)

Wiesner, J. von, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs. II. Bd. 3. Aufl. Leipzig, W. Engelmann. *1918.* 875 S.

Willstätter, R., und **Stoll, A.**, Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin, J. Springer. *1918.* 448 S.

Zollikofer, K., Über das geotropische Verhalten entstärkter Keimpflanzen und den Abbau der Stärke in Gramineenkoleoptilen. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36**, 30—39.)

Zollinger, E. H., Über die Isolierung und die Konstitution einiger Anthocyane von Früchten und Beeren. Zürich. *1916.* 68 S.

Fortpflanzung und Vererbung.

Allen, E. J., Heredity in plants, animals and man. (Journ. marine biol. Ass. United Kingdom. N. S. **11**, 354—379.)

Bauer, E., Die Entstehungsgeschichte unserer Kulturpflanzen im Lichte neuerer Forschungen und die Folgerungen, die wir daraus für die Kultur und die Züchtung der Arzneipflanzen ziehen können. (Pharm. Post. *1917.* **50**, 489—490.)

Cockerell, T. D. A., Somatic mutations in sun flowers. (Journ. of Heredity. *1917.* **8,** 467—470.)
Cunningham, B., Sexuality of filament of Spirogyra. (Bot. Gaz. *1917.* **63,** 486—500.)
Correns, C., Zur Kenntnis einfacher mendelnder Bastarde. (Sitzgsber. kgl. preuß. Akad. Wiss. *1918.* **11,** 221—268.)
Dewitz, J., Die für die künstliche Parthenogenesis angewandten Mittel als Erreger für andere biologische Vorgänge. (Biol. Centralbl. *1917.* **37,** 498—503.)
Duthie, A. V., On hybrid forms in the genus Satyrium, with descriptions of two new forms. (Trans. r. Soc. S. Africa. *1917.* **6,** 289—294).
Emerson, R. A., Genetische Studien über die Länge der Pflanze bei Phaseolus vulgaris. (Intern. agr.-techn. Rundschau. *1917.* **8,** 226—229.)
Ernst, A., Über den Ursprung der apogamen Angiospermen. (Vierteljahrsschr. natf. Ges. Zürich. *1917.* **62,** 336—348.)
Ikeno, S., Etude génétique sur les arêtes d'une race de l'orge à six rangs. (Bot. Mag. Tokyo. *1917.* **31,** 263—267.)

Ökologie.

Branscheidt, P., Zur Kenntnis der Winterknospen unserer Laubhölzer. (Diss. Göttingen.) Wetzlar, Schorfe. *1916.* 119 S.
Dewitz, J., s. unter Vererbung.

Algen.

Dunn, G. A., Development of Dumontia filiformis. II. Development of sexual plants and general discussion of results. (Bot. Gaz. *1917.* **63,** 425—467.)
Kylin, H., Über die Fucosanblasen der Phaeophyceen. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 10—20.)
—, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. (Svensk. bot. Tidskr. *1918.* **12,** 64 S.)
Rosenvinge, K., The marine algae of Denmark. II. Rodophyceae. II. Cryptonemiales. (Mém. de l'Acad. roy. d. Sc. et d. Lett. d. Danemark. Copenhague. *1917.* **7,** 155—238.)

Bakterien.

Burnet, E., Bactéries des poussières. (Ann. Inst. Pasteur. *1917.* **31,** 593—600.)
Gutzeit, E., Die Bakterien im Haushalt der Natur und des Menschen. 2. Aufl. (Aus Natur und Geisteswelt. *1918.* **242,** 138 S.)
Magnus, W., s. unter Gewebe.
Plummer, J. K., Some effects of oxygen and carbon dioxyde on nitrification and ammonification in soils. (Bull. Cornell agr. Exp. Stat. *1916.* **384,** 305—330.)

Pilze.

Eriksson, J., Développement primaire du mildiou (Phytophthora infestans) au cours de la végétation de la pomme de terre. (suite) (Rev. gén. Bot. *1917.* **29,** 305—320, 333—349, 376—380.)
Hall, C. J. J. van, De bruine wortelschimmel (Hymenochaete noxia). (Teysmannia. *1917.* **28,** 289—295.)
Killian, K., Über die Unterschiede der Monilia cinerea von Süß- und Sauerkirschen. (Jahresber. Ver. f. angew. Bot. *1917.* **15,** 158—160.)
Lange, J. E., Studies in the Agarics of Denmark III. (Dansk bot. Arkiv. *1917.* **2,** 47 S.)
Markowski, A., Botrytis cinerea als Parasit auf Aesculus parviflora Walt und Aesculus Hippocastanum. (Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. *1917.* **13,** 347—375.)

Pieper, E, J., u. a., Synthetic culture media for wood-destroying fungi. (Phytopathology. *1917.* **7,** 214—220.)
Ricken, A., Vademecum für Pilzfreunde. Leipzig, Quelle u. Meyer. *1918.* 334 S.
Rudau, B., s. unter Teratologie.

Moose.

Brotherus, V. D., The mosses of Amboina. (Philippine Journ. Sc. C. Bot. *1917.* **12,** 73—80.)
Evans, A. W., A new Lejeunea from Bermuda and the West Indies. (Bull. Torrey bot. Club. *1917.* **44,** 525—528.)

Farnpflanzen.

Beck, G. von, Einige Bemerkungen über heimische Farne. (Österr. bot. Zeitschr. *1918.* **67,** 52—63.)
Butters, F. K., Taxonomic and geographic Studies in North American ferns. (Contr. Gray Herb. Harvard Univ. N. S. *1917.* **51,** 169—207.)
Copeland, E. B., New species and a new genus of Borneo ferns, chiefly from the Kinabalu collections of Mrs. Clemens and Mr. Topping. (Philippine Journ. Sc. C. Bot. *1917.* **12,** 45—65.)

Gymnospermen.

Pilger, R., Die Taxales. (Mitt. deutsch. dendrol. Ges. *1916.* **25,** 1—30.)

Angiospermen.

Blake, S. F., New and noteworthy Compositae, chiefly Mexican. (Contr. Gray. Herb. Harvard Univ. N. S. *1917.* **52,** 16—59.)
Ernst, A., s. unter Vererbung.
Guignard, L., s. unter Morphologie.
Hallier, H., Über Patrick Browne's Gattungen zweifelhafter Stellung. (Mededeelingen van's Rijks Herbarium. Leiden. *1918.* Nr. 36, 6 S.)
Hutchinson, J., and **Phillips, E. P.,** A revision of the genus Pteronia (Compositae). (Ann. South Afric. Mus. *1917.* **9,** 277—329.)
Knuth, R., Dioscoreaceae americanae novae. (Nbl. Berlin-Dahlem. *1917.* **7,** 185—222.)
Preuß, A., Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb der Pflanzengruppe der Parietales. (Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. *1917.* **13,** 459—499.)
Sprenger, C., Ölbaum und Oleaster. (Mitt. deutsch. dendrol. Ges. *1916.* **25,** 103—110.)
Vierhapper, F., Juncus biglumis L. in den Alpen. (Österr. bot. Zeitschr. *1918.* **67,** 49—51.)
Wolk, P. C. van der, Onderzoekingen betreffende den Coccospalm. Verricht aan het Laboratorium der Selectie- en Zaadtuinen te Buitenzorg. A. van Loon, Tiel. *1917.* 34 S.

Palaeophytologie.

†**Holden, R.,** On the anatomy of two palaeozoic stems from India. (Ann. of Bot. *1917.* **31,** 315—326.)

Pflanzengeographie. Floristik.

Anonymus, Diagnoses specierum novarum in herbario Horti Regii Botanici Edinburgensis cognitarum (Species asiaticae). (Notes r. bot. Gard. Edinburgh. *1917.* **10,** 1—78.)

Beccari, O., The origin and dispersal of Cocos nucifera. (Philippine Journ. Sc. C. Bot. *1917*. **12,** 27—43.)
Beck von Mannagetta und Lerchenau, G., Flora Bosne, Hercegovine i Novopazarskog Sandžaka. II. (7.) div. (Glasnik zemaliskog muzeja u Bosni i Hrcegovini. *1916*. **28,** 41—167.)
Blake, S. F., Descriptions of new Spermatophytes, chiefly from the collections of Prof. M. E. Peck in British Honduras. (Contr. Gray Herb. Harvard Univ. N. S. *1917*. **52,** 59—106.)
Brückner, A., Die Baumwelt in der Namengebung Ostdeutschlands. (Mitt. deutsch. dendrol. Ges. *1916*. **25,** 83—95.)
Cribbs, J. E., Plant associations of western Pennsylvania with special reference to physiographic relationship. (Plant World. *1917*. **20,** 97—120, 142—157.)
Diels, L., Pflanzengeographie. 2. Aufl. Sammlung Göschen. *1918*. 159 S.
Goeze, E., Liste der seit dem 16. Jahrhundert bis auf die Gegenwart in die Gärten und Parks Europas eingeführten Bäume und Sträucher. (Mitt. deutsch. dendrol. Ges. *1917*. **25.** 129—201.)
Harms, H., Übersicht über die Mahagoni liefernden Meliaceen Afrikas. (Nbl. Berlin-Dahlem. *1917*. **7,** 233—247.)
—, Meliaceae africanae. (Ebenda. 223—232.)
Hayek, A. v., Über einige kritische Pflanzen der Alpenkette. (Allg. bot. Zeitschr. *1917*. **23,** 1—6.)
Hesse, H. A, Neue und seltene Pflanzen. (Mitt. deutsch. dendrol. Ges. *1916*. **25,** 123—128.)
Hruby, J., Das Korngebiet am Isonzo. (Allg. bot. Zeitschr. *1917*. **23,** 17—26.)
Knuth, R., s. unter Angiospermen.
Linkola, K., Über den Einfluß der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. (Acta Soc. p. Fauna et Flora Fennica. *1916*. **45,** 429 S.)
Merrill, E. D., New Philippine Lauraceae. (Philippine Journ. Sc. C. Bot. *1917*. **12,** 125—141.)
—, New Philippine Myrsinaceae. (Ebenda. 143—158.)
—, New Philippine shrubs and trees. (Ebenda. 263—303.)
Pease, A. S., Notes on the botanical exploration of the White Mountains. (Appalachia. *1917*. **14,** 157—178.)
Petersen, H. E., Maglemose i grib Skov I—IV. (Bot. Tidskr. *1917*. **36,** 57 bis 153.)
Scharfetter, R., Beiträge zur Kenntnis subalpiner Pflanzenformationen (Schluß). (Österr. bot. Zeitschr. *1918*. **67,** 63—96.)
Schenck, H., Die Pyramideneiche bei Harreshausen. (Mitt. deutsch. dendrol. Ges. *1916*. **25,** 52—60.)
Schulz, A., Abstammung und Heimat des Roggens. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918*. **36,** 39—47.)
Vischer, W., Quelques remarques sur des espèces alpines rencontrées hors de leur station habituelle. (Bull. Soc. bot. Genève. *1917*. **9,** 3—7.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

Allard, A. H., Further studies on the mosaic disease of tobacco. (Journ. agr. Res. *1917*. **10,** 615—631.)
Brierly, W. B., On a tree of Aesculus pavia killed by Botrytis cinerea. (Kew Bull. *1917*. 315—331.)
Bijl. P. van der, Heart rot of Ptaeroxylon utile (Sneezewood) caused by Fomes rimosus (Berk.). (Trans. r. Soc. S. Africa. *1917*. **6,** 215—226.)
Magnus, W., s. unter Gewebe.
Markowski, A., s. unter Pilze.
Müller, K., Rebschädlinge und ihre neuzeitliche Bekämpfung. Karlsruhe, Brauersche Hofbuchdruckerei. *1918*. 203 S.

Rudau, B., Vergleichende Untersuchungen über die Biologie holzzerstörender Pilze (Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. *1917*. **13**, 375—459.)

Angewandte Botanik.

Åkermann, A., u. **Johansson, Hj.**, Bidrag till en utredning av frågan om höstvätesorternas vinterhärdighet (Beiträge zur Frage der Winterfestigkeit der Winterweizensorten). (Sverig. Utsadesf. Tidskr. *1917*. **27**, 77—83.)

Bauer, E., s. unter Fortpflanzung u. Vererbung.

Breazeale, J. F., s. unter Physiologie.

Brill, H. C., The fermentation of Philippine cacao. (Philippine Journ. Sc. Sect. A. *1917*. **12**, 1—15.)

Degli, A. M., s. unter Physiologie.

Geiger, H., Anbauversuche und Kulturen von Heil- und Gewürzpflanzen in Südbayern. (Heil- u. Gewürzpfl. *1917*. **1**, 33—38, 68—77, 102—109.)

Klein, G., Einheimische Kautschukpflanzen. (Zeitschr. landw. Versuchsw. Österreich. *1917*. **20**, 225—230.)

Kobert, L., Über einheimische Saponinpflanzen als Heil- und Gewürzpflanzen. (Heil- u. Gewürzpfl. *1917*. **1**, 161—167.)

Pfeiffer, T., s. unter Physiologie.

Technik.

Ausserweil, G., und **Roth, J.**, Gewinnung und Verarbeitung von Harz- und Harzprodukten. München und Berlin, R. Oldenbourg. *1917*.

Schneider, H., Mikrotechnische Mitteilungen. I. (Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. *1916*. **33**, 248—251.)

—, Mikrotechnische Mitteilungen. II. Über einen einfachen Kegelkondensor zur Dunkelfeldbeleuchtung eines großen Sehfeldes. (Ebenda. *1917*. **34**, 157—160.)

Zeißler, J., und **Gaßner, G.**, Ein Erneuerungsverfahren für gebrauchten Metachromgelb-Wasserblau-Dreifarbennährboden. (Centralbl. f. Bakter. I. O. *1917*. **80**, 253—258.)

Verschiedenes.

Engler, A., Karl Wilhelm von Nägeli. (Intern. Mschr. Wiss. Kunst u. Techn. *1917*. **12**, 63—83.)

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.

Beiträge zur physiologischen Charakteristik sommer- und winterannueller Gewächse, insbesondere der Getreidepflanzen.

Von

Gustav Gaßner.

Mit 2 Tafeln und 7 Kurven im Text.

I. Einleitung.

Die einjährigen Gewächse werden in üblicher Weise in sommer- und winterannuelle geschieden, je nachdem ihre Keimung erst im Frühjahr oder aber bereits im Herbst des vorhergehenden Jahres erfolgt; den letzteren nahestehen die zweijährigen Kräuter, bei denen nach Frühjahrskeimung die Blüte und Fruchtentwicklung ebenfalls erst im Laufe des folgenden Vegetationsjahres stattfindet. Sommer- und winterannuelle Formen sind durch Übergänge miteinander verbunden, indem eine größere Zahl einjähriger Gewächse die Fähigkeit besitzt, sowohl bei Herbst-, wie bei Frühjahrskeimung zu bestehen. Soweit dies nicht der Fall ist, soweit also annuelle Gewächse entweder nur bei Herbstkeimung oder nur bei Frühjahrskeimung sich normal zu entwickeln vermögen, bezeichnen wir sie im Gegensatz zu den ersterwähnten fakultativ sommer- und winterannuellen Pflanzen als obligat winterannuell bzw. obligat sommerannuell. Bekannte und wichtige Beispiele dieser Art gibt uns die Familie der Gramineen, insbesondere in den Getreidearten, bei denen wir zwischen Winter- und Sommerroggen, W.- und S.-Weizen, W.- und S.-Gerste, in wärmeren Gegenden auch zwischen W.- und S.-Hafer unterscheiden.

Winterannuelle Gewächse zeigen entsprechend ihrer bereits im Herbst stattfindenden Keimung und der daran anschließenden

winterlichen Ruheperiode eine ungleich längere Vegetationsdauer als sommerannuelle, weshalb wir im allgemeinen die relative Vegetationsdauer als Merkmal winterannuellen oder sommerannuellen Charakters angeführt finden. Die Überschrift »Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursachen und ihre Entwicklung« kennzeichnet schon den Inhalt einer ausführlichen Arbeit von F. Hildebrand (25), in welcher speziell auch für die Getreidearten die Winterform als die langlebige, die Sommerform als die kurzlebige charakterisiert wird. Dementsprechend werden die alten Monnierschen (52) und Metzgerschen (47, 48, 49) Umzüchtungsversuche von Wintergetreide in Sommergetreide und umgekehrt als »Umwandlung von der einen Lebensdauer in die andere« gedeutet. Solche Umzüchtungsversuche sind bereits aus dem 18. Jahrhundert bekannt (Tessier, 81) und bis in die neueste Zeit hinein fortgesetzt (Frölich, 11 u. a.); bemerkenswert ist, daß sich die gleiche Wertschätzung der Vegetationsdauer als Merkmal annuellen Charakters auch in den durchaus modernen Arbeiten findet, welche die Vererbung sommer- oder winterannuellen Charakters als Gegenstand der Untersuchung haben. So sieht z. B., wie ich schon an anderer Stelle (Gaßner, 14) ausführte, Tschermak (82) den Unterschied von sommer- und winterannuellen Getreidearten in der verschiedenen Dauer der Vegetationsperiode, die er deshalb als »Anpassungsmerkmal in ganz besonderem Sinne« bezeichnet, indem sich »der sommerliche Charakter einer Form« als »die relativ kurze Vegetationsperiode«, der winterliche Charakter« als »die relativ lange Vegetationsperiode« zu erkennen gibt. In entsprechender Weise finden wir auch den Unterschied zwischen einjährigen Gewächsen und den den winterannuellen Pflanzen nahestehenden zweijährigen Kräutern auf Verschiedenheiten der Vegetationsdauer zurückgeführt; so erblickt auch Correns (5) in seinen Bastardierungsversuchen ein- oder zweijähriger Sippen von Hyoscyamus niger das biologische Unterscheidungsmerkmal in der »Lebensdauer« dieser Sippen.

In botanischen Handbüchern, so z. B. auch dem unlängst in neuer Auflage erschienenen Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie von Warming und Graebner (86) finden wir eben-

falls den Begriff der sommer- und winterannuellen Pflanzen regelmäßig angewendet, die Unterschiede aber auch hier meist auf reine Unterschiede der Vegetationsdauer zurückgeführt. Eine von dieser üblichen Anschauung abweichende Umschreibung sommer- und winterannuellen Charakters treffen wir dagegen, und zwar speziell für die annuellen Gräser, in der von Kirchner, Loew und Schröter herausgegebenen Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas (30, S. 12). Nachdem hier darauf hingewiesen, daß die obligat winterannuellen Gräser, »außer den meisten Wintergetreidearten, namentlich Bromus-Arten, Festuca Lackenalii und F. Dertonensis, Mibora verna, Agrostis spica venti u. a. m. . . . . im Frühjahr ausgesät, im gleichen Jahr nicht mehr oder nur sehr spärlich blühen«, wird weiter gesagt: »Die Ursache des Ausbleibens des Blühens bei Frühjahrsaussaat ist nicht bekannt; viele Beobachtungen weisen aber darauf hin, daß die Kälte als auslösender Reiz auf das Schossen (d. h. die Halmbildung) wirksam ist. Machen die Keimlinge keine Kälteperiode durch, so blühen sie im gleichen Jahr nicht mehr.« Demgegenüber sind die »eigentlichen Sommerannuellen«, ebenso wie die fakultativen Winterannuellen dadurch ausgezeichnet, daß sie »auch im Frühjahr gesät, noch im gleichen Jahr zur Blüte« gelangen, »ohne eine Kälteperiode durchgemacht zu haben.«

Hier finden wir also nicht mehr die Vegetationsdauer, sondern offenbare Anpassungen an Temperaturverhältnisse als Merkmal annuellen Charakters erwähnt. Wenn auch auf die Beziehungen zwischen Temperaturverlauf und Vegetationsdauer winterannueller Gewächse nicht eingegangen ist, so berühren sich doch die oben zitierten Ausführungen des Kirchner-Loew-Schroeterschen Werkes unzweifelhaft mit meinen früheren Untersuchungen über die Abhängigkeit der Vegetationsdauer und Entwicklung annueller Pflanzen von dem Durchlaufen einer Kälteperiode (Gaßner, 14).

Den Ausgangspunkt dieser früheren, 1907—1910 im subtropischen Südamerika durchgeführten Untersuchungen stellten einige 1906 in Gemeinschaft mit O. Appel in Dahlem gemachte Beobachtungen dar, wonach die Entwicklung bestimmter Sommergetreidearten sich von der Höhe der Keimungstempe-

ratur abhängig erwies; bei Anwendung niederer Keimungstemperaturen erfolgte die spätere Entwicklung, auch das Schossen und Blühen regelmäßiger als bei hohen Keimungstemperaturen (Appel und Gaßner, 2). Diese Beobachtungen wurden in den südamerikanischen Versuchen der Jahre 1907—1910 bestätigt und dahin erweitert, daß sich die einzelnen Sommergetreidesorten in bestimmter Weise verschieden verhalten; von Sommergersten ließ Rimpaus Hanna-Gerste, von Sommerweizen der Rote Schlanstedter-Sommerweizen eine deutliche Beschleunigung des Schossens durch Anwendung niederer Keimungstemperaturen hervortreten, während die Mehrzahl der deutschen Sommergetreidesorten eine solche Beeinflussung »nur in viel schwächerem Maße« zeigte.

Ungleich auffallender als bei bestimmten Sommergetreidesorten waren nun aber die Unterschiede der Entwicklung bei Wintergetreidepflanzen, die bei verschiedenen Temperaturen zum Auflaufen gebracht und dann unter gleichen äußeren Verhältnissen weiter kultiviert wurden. Als geeignetes Versuchsobjekt erwies sich ein subtropischer Winterhafer, der auch bei Aussaat im subtropischen Frühjahr und Hochsommer zum schnellen und sicheren Schossen in der gleichen Vegetationsperiode gelangte, wenn er bei 6—10° zur Keimung gebracht wurde, bei gleichem Versuchsbeginn dagegen vegetativ und horstförmig wachsend »sitzen blieb«, also nicht mehr blühte, wenn die Keimungstemperatur 24° betrug. Die Vegetationsdauer dieses im subtropischen Klima obligat winterannuellen Hafers hing also in außerordentlichem Maße davon ab, ob er eine »Kälteperiode« durchgemacht hatte oder nicht; die bei normaler Herbstaussaat während der winterlichen Ruheperiode in natürlicher Weise einwirkenden und die Blütenbildung auslösenden niederen Temperaturen ließen sich in vollem Umfang durch Anwendung einer niederen Keimtemperatur von 6–10° ersetzen und die »natürliche« lange Vegetationsdauer dieses obligat winterannuellen Hafers dadurch so verkürzen, daß sie bei bestimmten weiteren klimatischen Voraussetzungen sogar geringer wurde als diejenige sommerannueller Hafersorten.

Die gleichzeitig und mit derselben Methodik durchgeführten Versuche mit verschiedenen deutschen Wintergetreidearten (W.-Roggen, W.-Weizen, W.-Gerste) führten zu keinem voll be-

friedigenden Ergebnis, da sich die natürliche Einwirkung der winterlichen Kälte nicht durch die Anwendung einer niederen Keimtemperatur von 6—10° ersetzen ließ, tiefere Temperaturen aber leider nicht zur Verfügung standen. Jedoch deutete das Verhalten dieser Getreidesorten in den vielfachen, zu allen Jahreszeiten durchgeführten Freilandaussaaten ebenfalls darauf hin, daß auch hier die unter natürlichen Verhältnissen zu beobachtende »lange Vegetationsdauer« nicht das entscheidende Merkmal winterannuellen Charakters darstellt. Dementsprechend habe ich im Anschluß an diese Versuche auch für die deutschen Wintergetreidesorten den Satz ausgesprochen, daß wir auch bei diesen die eigentlichen Merkmale winterannuellen Charakters in den spezifischen »Kältebedürfnissen« der einzelnen Typen zu suchen haben: winterannuelle Gräser bedürfen zur Auslösung des Schossens des Durchlaufens einer Kälteperiode.

Unter natürlichen Verhältnissen erfolgt dieses Durchlaufen einer Kälteperiode in einem der Keimung folgenden Entwicklungsstadium im Freien; die im obigen erwähnten Versuche über den Einfluß genügend tiefer Keimungstemperaturen zeigen, daß man die Kälteperiode mit Erfolg auch in den Keimungsprozeß selbst verlegen kann. Damit in Übereinstimmung stehen verschiedene, in den letzten Jahren in landwirtschaftlichen Zeitungen erwähnte Beobachtungen (Fruwirth, 12 u. a.), wonach infolge ungünstiger Witterung die Keimung des im Herbst gesäten Wintergetreides erst im zeitigen Frühjahr erfolgte, trotzdem aber normales Blühen in der gleichen Vegetationsperiode stattfand; auch hier dürfte es sich um Kälteeinwirkung auf die ersten Entwicklungsstadien handeln. Derartige Beobachtungen mußten mit Notwendigkeit auf die tatsächliche Bedeutung der »Kältebedürfnisse« für die Entwicklung annueller Gewächse hinweisen. »Damit Wintergetreide zum Schossen kommt«, sagt daher unlängst Fruwirth an anderer Stelle (13), »ist ein Reiz notwendig, der unter natürlichen Verhältnissen durch den Frost oder doch durch niedere Temperaturen geliefert wird.« Wenn Fruwirth nun aber fortfährt: »Ob, wie Gaßner aus seinen Versuchen schließt, der Reiz während der Keimung erfolgen muß, oder ob, wie ich annehme, auch ein Reiz zu Ende der Bestockung das Schossen auslösen kann, ist noch unentschieden,« so liegt

hier ein offensichtliches Mißverständniß von seiten Fruwirths vor, denn ich habe schon 1910 betont, und z. B. speziell auch für das Verhalten des damals genauer untersuchten subtropischen Winterhafers ausgeführt, »daß eine Kälteperiode in verschiedenen Entwicklungsstadien der Pflanze einwirken kann, um denselben Effekt zu erzielen; es genügt die Temperatur der Keimung von 6—10°, um das Ausschossen auszulösen; es genügt aber auch bei Ablauf des Keimprozesses bei 25° die Einwirkung der winterlichen Kälte in einem späteren Stadium der Entwicklung« (Gaßner, 14 S. 127). Wenn ich für die experimentelle Feststellung der Kältebedürfnisse annueller Pflanzen die Einwirkung niederer Temperaturen während des Keimungsprozesses der Samen besonders empfohlen habe, so geschah dies in erster Linie aus praktischen Erwägungen heraus: vor allem können wir bei der Benutzung keimender Samen statt älterer grüner Pflanzen von einer Beleuchtung während der Einwirkung der zu untersuchenden niederen oder höheren Temperaturen absehen, wodurch einmal die Versuchsanstellung außerordentllch erleichtert wird, weiter aber sonst schwer zu umgehende Fehlerquellen infolge unregelmäßiger oder verschieden wirkender Beleuchtung ausgeschaltet werden.

Weitere experimentelle Untersuchungen über die Frage, in welcher Weise das Blühen winterannueller Gewächse, insbesondere der Getreidepflanzen von dem Durchlaufen einer Kälteperiode bestimmt wird, liegen nur in geringer Zahl vor. Wenn wir von den Versuchen absehen, in denen Wintergetreide durch mehr oder minder allmähliche Verschiebung der Herbstaussaat zu Frühjahrsaussaat in Sommergetreide, bezw. Sommergetreide durch Herbstaussaat in Wintergetreide umgezüchtet werden sollte (Tessier, 81, Monnier, 52, Metzger, 47, 48, 49, Hummel, 28, Schindler, 68, Kirsche 31, Frölich, 11, Hillmann, 26,) sind, soweit ich feststellen konnte, neben den bereits erwähnten eigenen Untersuchungen nur noch die Versuche von v. Seelhorst (74) und von Gutzeit (21) zu erwähnen. Der erstere Autor setzte im Frühjahr gesäten zwei Wochen alten Winterroggen, Winterweizen und Winterraps auf 14 Tage bezw. 22 Tage niederen Temperaturen von 0—2° bezw. 0—2° und — 5 bis — 7° aus und beobachtete dann regelmäßige Blütenbildung in der gleichen

Vegetationsperiode; die Versuche sind leider insoweit unvollständig, als Kontrollversuche ohne Kälteeinwirkung als »nicht nötig« fortgelassen sind. In dieser Richtung einwandfrei sind die Versuche von Gutzeit (21), der in unmittelbarer Fortsetzung meiner früheren, 1906 in Gemeinschaft mit O. Appel durchgeführten Untersuchungen über die Einwirkung verschiedener Keimungstemperaturen auf Sommergetreide (Appel und Gaßner, 2) mit den gleichen Hilfsmitteln der Kais. Biolog. Anstalt und der genau gleichen Methodik ebenfalls nachweisen konnte, daß im Frühjahr gesätes Wintergetreide in der gleichen Vegetationsperiode zum Schossen und Blühen kommt, wenn es den Keimungsprozeß bei genügend tiefen Temperaturen durchläuft.

Kann so über die Tatsache, daß das Schossen und Blühen der winterannuellen Getreidesorten in ganz besonderem Maße von dem Durchlaufen einer Kälteperiode abhängig ist, kein Zweifel bestehen, so muß andererseits eine Feststellung der Gesetzmäßigkeiten bei der Wirkung niederer Temperaturen auf die Blütenbildung, und die Mitteilung weiterer Einzelheiten über das Zusammenwirken von Keimungstemperatur und Temperaturverhältnissen sowie anderer Kulturbedingungen während des Vegetationsverlaufes und über die Bedeutung der Vegetationsdauer für die Charakteristik sommer- und winterannueller Gräser wünschenswert erscheinen. Als mir in den Jahren 1911/12 in den Hamburgischen Botanischen Staatsinstituten geeignete Hilfsmittel, insbesondere genügend große Eisschränke mit den konstanten niederen Temperaturen von 1—2°, 5—6° und 12° zur Verfügung standen, benutzte ich die Gelegenheit, die Versuche von neuem aufzunehmen und weiter auszubauen.

II. Methodik.

Die Versuchsanstellung war prinzipiell die gleiche wie in den südamerikanischen Versuchen der Jahre 1907—1910. Kristallisierschalen von etwa 12 cm Durchmesser wurden mit entsprechend angefeuchtetem Quarzsand beschickt und mindestens 48 Stunden vor Versuchsbeginn zur Temperierung in den Raum der betr. Keimungstemperatur gestellt. Für die Versuche standen die konstanten Temperaturen von 1—2°, 5—6°, 12°, 24° zur Verfügung. In die vorher temperierten Schalen wurden

je 50 Korn der betr. Getreidesorte zur Keimung ausgelegt. Die Keimungsdauer schwankte natürlich je nach Keimungstemperatur und spezifischer Keimungsgeschwindigkeit der einzelnen Getreidesorten; als Zeitpunkt der vollendeten Keimung oder des »Auflaufens« wurde der Zeitpunkt gerechnet, an dem das Keimblatt der jungen Pflänzchen eine Länge von 20—25 mm erreicht hatte; nach Erreichen dieses Stadiums wurden die Schalen aus dem jeweiligen Keimraum herausgenommen, der Sand des Keimbettes durch vorsichtiges Abspülen von den Keimpflanzen entfernt, und die 20 besten Keimpflanzen entsprechend vorsichtig in 4 große, mit guter Komposterde gefüllte Blumentöpfe verpflanzt. Nach 1-tägiger Schattierung wurden die Töpfe auf ein gleichmäßig beleuchtetes Stück des Botanischen Gartens gebracht und in den Boden eingelassen, wobei die einzelnen Versuchsreihen so geordnet wurden, daß die Topfserien in der Reihenfolge ihrer Bepflanzung nebeneinanderstanden (vgl. Tafel I und II).

Die Versuchspflanzen wurden also, abgesehen von der Zeit der Keimung unter gleichen äußeren und natürlichen Verhältnissen kultiviert. Über die in dem Versuchsgarten herrschenden Temperaturverhältnisse berichtet auf Grund von Aufzeichnungen des damit beauftragten Gartengehilfen die folgende graphische Darstellung (Abb. 1); die untere Kurve zeigt die Temperaturen um 7 Uhr morgens, die obere die Temperaturen um 1 Uhr mittags; die sich im allgemeinen zwischen diesen Temperaturen bewegenden Abendtemperaturen sind nicht wiedergegeben, während die Beleuchtungsverhältnisse für die Zeit vom 10. Mai bis Ende September im oberen Teil der graphischen Darstellung Aufnahme gefunden haben.

Neben den eben beschriebenen Hauptversuchsserien kamen noch einige besondere Versuchsreihen mit abweichender Versuchstechnik bzw. abweichender Kultur der Versuchspflanzen zur Durchführung, worauf erst später eingegangen werden soll.

Die Entwicklung der Versuchspflanzen wurde im allgemeinen täglich kontrolliert, und Art des Wachstums, Bestockung der Pflanzen, Zeitpunkt des Schossens, Zeitpunkt der Blüte und Reife festgestellt. Von diesen Beobachtungsdaten ist in den folgenden Zusammenstellungen nur der Zeitpunkt des Schossens

wiedergegeben, weil dieser am eindeutigsten die Verschiedenheiten der Entwicklungsgeschwindigkeit charakterisiert. Als Zeitpunkt des Schossens wurde in gleichmäßiger Weise der Tag notiert, an welchem von den Versuchspflanzen einer Versuchs-

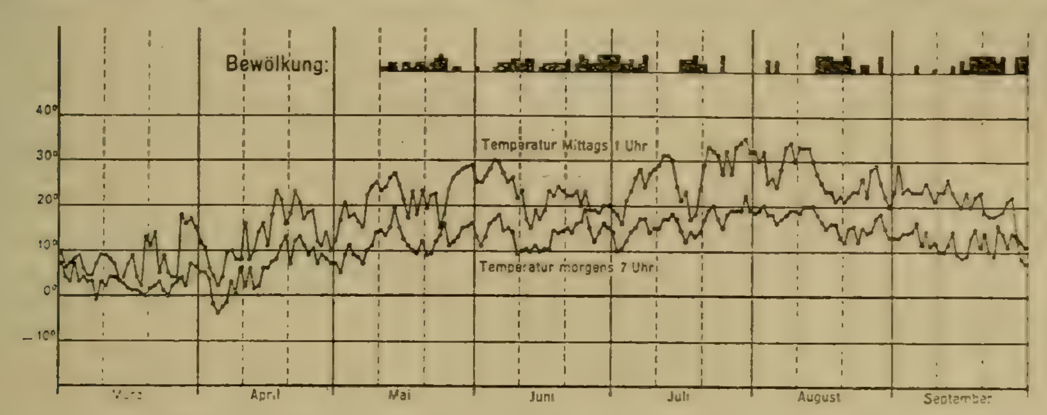


Abb. 1. Oben: Bewölkung und Sonnenschein während der Zeit 10. Mai bis 30. September. (Bewölkung durch Schwärzung angedeutet; ganz schwarz: den ganzen Tag bedeckt; $^3/_4$ schwarz: größtenteils bedeckt; $^1/_2$ schwarz: halb bedeckt, halb Sonnenschein; $^1/_4$ schwarz: nur wenig bewölkt; weiß: den ganzen Tag Sonnenschein.) Unten: Temperaturen während der Zeit 1. März bis 30. September. Obere Kurve: Temperaturen um 1 Uhr mittags; untere Kurve: Temperaturen um 7 Uhr morgens

serie mindestens 1 Ähre mindestens bis zur Hälfte aus der einhüllenden Blattscheide hervorgeschoßt war.

Das zu den Versuchen verwendete Samenmaterial war ausnahmslos Originalsaatgut der betr. Züchter, das mir durch Vermittlung der Deutschen Landwirtschafts-Gesellschaft zugegangen war. Für die Gleichmäßigkeit der erhaltenen Versuchsergebnisse war es sichtlich nicht bedeutungslos, daß es sich bei dem verwendeten Samenmaterial um Pedigreesorten, also nach reinen Linien gezüchtete Sorten handelte.

III. Hauptversuche.

A. Versuche mit Roggen.

Als winter- und sommerannuelle Roggensorten wurden Orig. Petkuser Winter- und Sommerroggen gewählt, deren Vergleich deswegen besonders geeignet schien, weil beide Sorten sich nur durch ihren winter- bzw. sommerannuellen Charakter unter-

Tabelle 1. Schossen des Petkuser Winterroggen in Abhängigkeit von der Höhe der Keimungstemperatur und dem Zeitpunkt der Keimung.

Nr.	Datum der Saat	Keimungstemperatur	Datum des Auflaufens	Datum des Schossens	Nr.	Datum der Saat	Keimungstemperatur	Datum des Auflaufens	Datum d . Schossens
Ia	10. Jan.	$1-2^0$	21. Feb.	19. Mai	IIa	21. Feb.	12^0	2. März	30. Mai
b	31. ,,	$1-2^0$	9. März	22. ,,	b	28. ,,	12^0	10. ,,	8. Juni
c	21. Feb.	$1-2^0$	3. April	1. Juni	c	7. März	12^0	16. ,,	14. ,,
d	28. ,,	$1-2^0$	10. ,,	5. ,,	d	14. ,,	12^0	23. ,,	30. ,,
e	7. März	$1-2^0$	13. ,,	10. ,,	e	27. ,,	12^0	5. April	28. Juli
f	14. ,,	$1-2^0$	25. ,,	16. ,,	f	4. April	12^0	13. ,,	24. Aug.
g	27. ,,	$1-2^0$	7. Mai	2. Juli	g	11. ,,	12^0	20. ,,	bis 1. Oktober nichts geschoßt, Pflanzen niedrig, horstförmig
h	4. April	$1-2^0$	19. ,,	8. ,,	h	22. ,,	12^0	1. Mai	
i	22. ,,	$1-2^0$	3. Juni	21. ,,	i	2. Mai	12^0	11. ,,	
k	2. Mai	$1-2^0$	13. ,,	8. Aug.	k	9. ,,	12^0	18. ,,	
l	9. ,,	$1-2^0$	18. ,,	14. ,,	l	16. ,,	12^0	25. ,,	
					m	23. ,,	12^0	1. Juni	
					n	30. ,,	12^0	8. ,,	
					o	9. Juni	12^0	18. ,,	
					p	20. ,,	12^0	29. ,,	
IIa	10. Feb.	$5-6^0$	26. Feb.	24. Mai	IVa	28. Feb.	24^0	3. März	2. Juni
b	21. ,,	$5-6^0$	10. März	30. ,,	b	7. März	24^0	10. ,,	20. ,,
c	28. ,,	$5-6^0$	17. ,,	3. Juni	c	14. ,,	24^0	17. ,,	4. Juli
d	7. März	$5-6^0$	23. ,,	10. ,,	d	27. ,,	24^0	30. ,,	28. ,,
e	14. ,,	$5-6^0$	30. ,,	15. ,,	e	4. April	24^0	7. April	bis 1. Oktober nichts geschoßt, Pflanzen niedrig horstförmig
f	27. ,,	$5-6^0$	13. April	30. ,,	f	11. ,,	24^0	14. ,,	
g	4. April	$5-6^0$	20. ,,	12. Juli	g	22. ,,	24^0	25. ,,	
h	11. ,,	$5-6^0$	28. ,,	28. Aug.	h	2. Mai	24^0	5. Mai	
i	22. ,,	$5-6^0$	8. Mai	bis 1. Oktober nichts geschoßt, Pflanzen niedrig, horstförmig	i	9. ,,	24^0	12. ,,	
k	2. Mai	$5-6^0$	18. ,,		k	16. ,,	24^0	19. ,,	
l	9. ,,	$5-6^0$	24. ,,		l	23. ,,	24^0	26. ,,	
m	16. ,,	$5-6^0$	1. Juni		m	30. ,,	24^0	2. Juni	
n	23. ,,	$5-6^0$	8. ,,		n	9. Juni	24^0	12. ,,	
o	30. ,,	$5-6^0$	15. ,,		o	20. ,,	24^0	23. ,,	
p	9. Juni	$5-6^0$	26. ,,		p	3. Juli	24^0	6. Juli	

scheiden; denn der Petkuser Sommerroggen ist von seinem Züchter v. Lochow vor einer Reihe von Jahren aus dem Petkuser Winterroggen durch fortgesetzte Frühjahrsaussaat heraus-

Tabelle 2. Schossen des Petkuser Sommerroggen in Abhängigkeit von der Höhe der Keimungstemperatur und dem Zeitpunkt der Keimung.

Nr.	Datum der Saat	Keimungstemperatur	Datum des Auflaufens	Datum des Schossens	Nr.	Datum der Saat	Keimungstemperatur	Datum des Auflaufens	Datum des Schossens
I a	10. Jan.	$1-2^0$	21. Feb.	21. Mai	III a	21. Feb.	12^0	2. März	21. Mai
b	31. ,,	$1-2^0$	9. März	22. ,,	b	28. ,,	12^0	10. ,,	23. ,,
c	21. Feb.	$1-2^0$	3. April	25. ,,	c	7. März	12^0	16. ,,	24. ,,
d	28. ,,	$1-2^0$	10. ,,	26. ,,	d	14. ,,	12^0	23. ,,	25. ,,
e	7. März	$1-2^0$	13. ,,	28. ,,	e	27. ,,	12^0	5. April	26. ,,
f	14. ,,	$1-2^0$	25. ,,	5. Juni	f	4. April	12^0	13. ,,	28. ,,
g	27. ,,	$1-2^0$	7. Mai	12. ,,	g	11. ,,	12^0	20. ,,	31. ,,
h	4. April	$1-2^0$	19. ,,	25. ,,	h	22. ,,	12^0	1. Mai	5. Juni
i	22. ,,	$1-2^0$	3. Juni	5. Juli	i	2. Mai	12^0	11. ,,	13. ,,
k	2. Mai	$1-2^0$	13. ,,	22. ,,	k	9. ,,	12^0	18. ,,	20. ,,
l	9. ,,	$1-2^0$	18. ,,	27. ,,	l	16. ,,	12^0	25. ,,	28. ,,
					m	23. ,,	12^0	1. Juni	1. Juli
					n	30. ,,	12^0	8. ,,	11. ,,
					o	9. Juni	12^0	18. ,,	25. ,,
					p	20. ,,	12^0	29. ,,	1. Aug.
II a	10. Feb.	$5-6^0$	26. Feb.	19. Mai	IV a	28. Feb.	24^0	3. März	21. Mai
b	21. ,,	$5-6^0$	10. März	22. ,,	b	7. März	24^0	10. ,,	22. ,,
c	28. ,,	$5-6^0$	17. ,,	24. ,,	c	14. ,,	24^0	17. ,,	22. ,,
d	7. März	$5-6^0$	23. ,,	24. ,,	d	27. ,,	24^0	30. ,,	25. ,,
e	14. ,,	$5-6^0$	30. ,,	25. ,,	e	4. April	24^0	7. April	28. ,,
f	27. ,,	$5-6^0$	13. April	28. ,,	f	11. ,,	24^0	14. ,,	30. ,,
g	4. April	$5-6^0$	20. ,,	1. Juni	g	22. ,,	24^0	25. ,,	3. Juni
h	11. ,,	$5-6^0$	28.	5. ,,	h	2. Mai	24^0	5. Mai	10. ,,
i	22. ,,	$5-6^0$	8. Mai	8. ,,	i	9. ,,	24^0	12. ,,	14. ,,
k	2. Mai	$5-6^0$	18. ,,	21. ,,	k	16. ,,	24^0	19. ,,	22. ,,
l	9. ,,	$5-6^0$	24. ,,	26. ,,	l	23. ,,	24^0	26. ,,	28. ,,
m	16. ,,	$5-6^0$	1. Juni	2. Juli	m	30. ,,	24^0	2. Juni	4. Juli
n	23. ,,	$5-6^0$	8. ,,	10. ,,	n	9. Juni	24^0	12. ,,	14. ,,
o	30. ,,	$5-6^0$	15. ,,	21. ,,	o	20. ,,	24^0	23. ,,	28. ,,
p	9. Juni	$5-6^0$	26. ,,	2. Aug.	p	3. Juli	24^0	6. Juli	6. Aug.

gezüchtet worden (vgl. Hillmann, 26, S. 531). Die mit diesen Roggensorten gleichzeitig durchgeführten Versuche sind in Tabelle 1 und 2 zusammengestellt.

Die Ergebnisse der vorstehend angeführten Versuchsreihen sind in graphischer Form in Abb. 2 und 3 wiedergegeben; der Zeitpunkt des Auflaufens ist als Abzisse, die zugehörigen Daten des Schossens als Koordinaten eingetragen. Von der Ausführung der Versuche, insbesondere von den beim Winterroggen zu be-

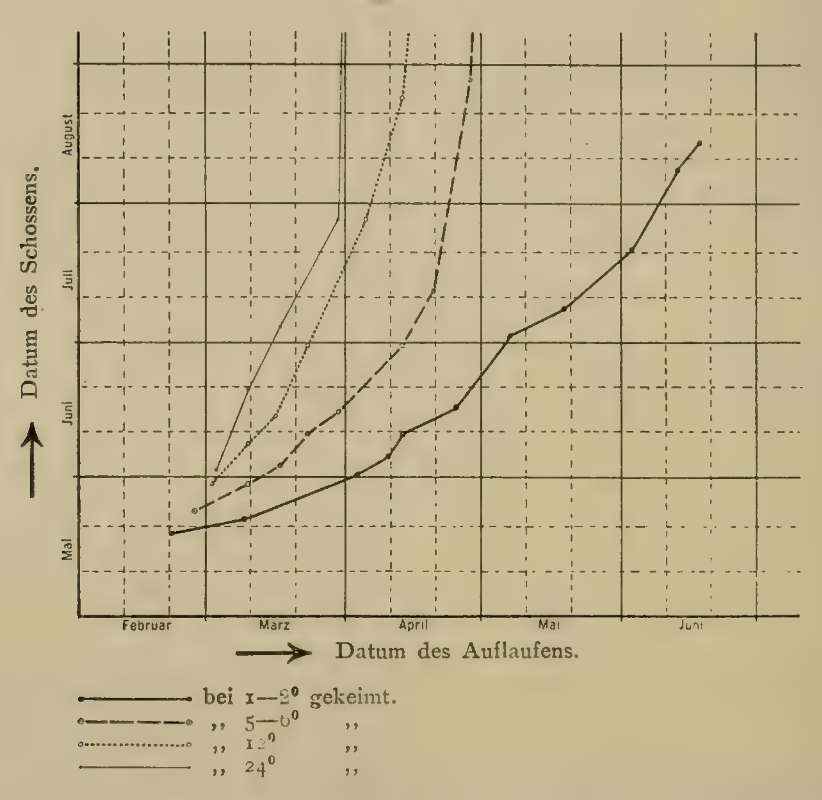


Abb. 2. Schossen des Petkuser Winterroggens in Abhängigkeit von der Höhe der Keimungstemperatur.

obachtenden Unterschieden der Entwicklungsgeschwindigkeit mögen außerdem die in Tafel I wiedergegebenen Serien von Photographien einen Begriff geben; sie umfassen die in der Zeit vom 10. März bis 1. Juni bei verschiedenen Temperaturen aufgelaufenen Winterroggenpflanzen und zeigen das Bild je eines der 4 Versuchstöpfe jeder Versuchsserie am 10. Mai, 8, Juni, 27. Juni und 26. Juli; die jeweils jüngsten Versuchsserien, bei denen Unterschiede der Entwicklung nicht vorhanden und noch nicht zu erwarten waren, sind bei den Aufnahmen nicht mit wiedergegeben.

Die Ergebnisse der mit Petkuser Sommer-Roggen durchgeführten Versuche lassen sich auf Grund der Abb. 3 mit

wenigen Worten dahin charakterisieren, daß ein Einfluß der Keimungstemperatur auf das Auslösen des Schossens nicht besteht; denn die bei verschiedener Temperatur (1—2⁰, 5—6⁰, 12⁰, 24⁰) gleichzeitig aufgelaufenen Pflanzen schossen auch gleichzeitig.

Im Gegensatz hierzu erwies sich der Einfluß der Keimungs-

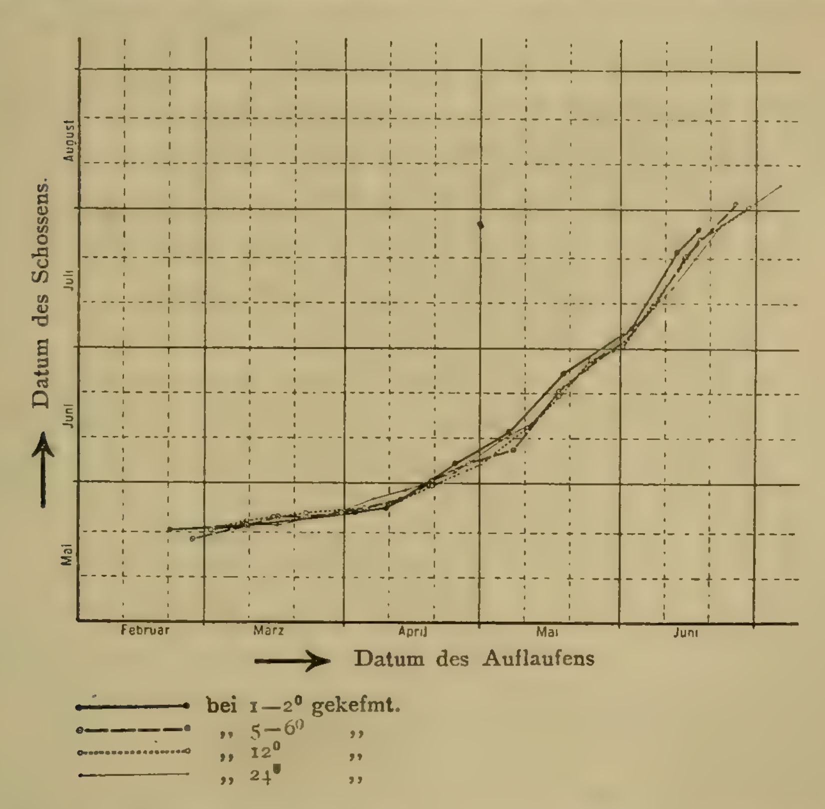


Abb. 3. Schossen des Petkuser Sommerroggens in Abhängigkeit von der Höhe der Keimungstemperatur.

temperatur auf die Entwicklung des Petkuser Winter-Roggens als ein außerordentlicher; die in Abb. 2 wiedergegebenen Kurven des Schossens sind je nach Keimungstemperatur weitgehend verschieden. Nur die bei 1—2⁰ aufgelaufenen Pflanzen kommen bei Auflaufen während der ganzen Vegetationsperiode, insbesondere auch während des Sommers, zu regelmäßigem Schossen; die bei 5—6⁰ aufgelaufenen Pflanzen kommen zu einem mehr oder minder regelmäßigen Schossen nur, wenn das Auflaufen vor Ende April erfolgte, die bei 12⁰ gekeimten, wenn die Keimung vor Mitte April, und die bei 24⁰ gekeimten, wenn die Keimung vor Ende März beendigt war. Soweit Schossen erfolgte, kommen gleichzeitig aufgelaufene Pflanzen um so

schneller zum Schossen, je tiefer die Keimungstemperatur war. So schossen die Mitte März bei 1—2° aufgelaufenen Pflanzen etwa 9 Tage schneller als die bei 5—6° gekeimten, etwa 21 Tage schneller als die bei 12° und etwa 41 Tage schneller als die bei 24° gekeimten. In Wirklichkeit sind die Unterschiede zwischen niedrig und hoch gekeimten Pflanzen noch bedeutendere, denn, wie auch aus den in Tafel I zusammengestellten Photographien folgt, schossen niedrig gekeimte Pflanzen nicht nur schneller, sondern vor allem auch regelmäßiger als hoch gekeimte; man vergleiche z. B. den Schoßprozeß der am 3. April bei 1—2° aufgelaufenen Pflanzen mit demjenigen der am 30. März bei 24° gekeimten oder der am 5. April bei 12° gekeimten Versuchspflanzen.

Die in Abb. 2 in graphischer Form wiedergegebenen Versuchsergebnisse zeigen im übrigen, daß keine scharfe Grenze zwischen wirksamen und indifferenten Keimungstemperaturen besteht: bei Auflaufen im Sommer lösen zwar nur sehr tiefe Keimungstemperaturen (1—2°) noch das Schossen aus; bei Versuchsbeginn im Frühjahr zeigen sich jedoch auch noch Temperaturen von 5—6° und von 12° gegenüber einer Keimungstemperatur von 24° wirksam, wobei die Temperatur von 5—6° in höherem Maße das Schossen beschleunigt, als die von 12°. Da die blütenauslösende Wirkung der Keimungstemperaturen von 5—6° und 12° sich nur bei einem Auflaufen vor Ende bzw. Mitte April beobachten läßt, und da auch die bei 24° gekeimten Pflanzen dann in der gleichen Vegetationsperiode zum Schossen kommen, wenn die Keimung im zeitigen Frühjahr, nämlich vor Ende März, erfolgte, so zeigen die Versuche gleichzeitig, daß das Schossen auch durch die Einwirkung niederer Temperaturen nach erfolgter Keimung ausgelöst werden kann, daß also das Zusammenwirken der Temperaturen während der Keimung und in späteren Entwicklungsstadien die Bedingungen des Ausschossens, also der Blütenbildung, schafft. Was im besonderen das Ausschossen der bei 24° aufgelaufenen Winterroggenpflanzen anbetrifft, das nur bei Keimung vor Ende März zu beobachten war, so sei auf die im zeitigen Frühjahr herrschenden, teilweise recht niedrigen Freilandtemperaturen (vgl. Abb. 1) besonders verwiesen, die für die schließliche Blütenauslösung

der vorher warm gekeimten Winterroggenpflanzen verantwortlich gemacht werden müssen.

Ein Vergleich der graphischen Darstellungen Abb. 2 und 3 zeigt mit einem Blick den physiologischen Unterschied sommer- und winterannuellen Roggens: die Blütenauslösung des ersteren ist in weitgehendstem Maße unabhängig von dem Durchlaufen einer Kälteperiode; die Blütenbildung des letzteren ist an das vorhergehende Durchlaufen einer Kälteperiode gebunden, sei es, daß diese während der Keimung, sei es, daß sie in einem auf die Keimung folgenden Stadium zur Einwirkung kommt.

B. Versuche mit Gerste.

Die Versuche wurden in derselben Weise und annähernd gleichem Umfang durchgeführt wie die im vorigen beschriebenen Roggenversuche; als Versuchspflanzen dienten Orig. Friedrichswerther Mammuth Winter-Gerste als winterannuelle und Orig. Heines Hanna Gerste als sommerannuelle Form.

Während die letztere keine Abhängigkeit des Zeitpunktes der Blütenbildung von der Keimungstemperatur erkennen ließ, zeigte die zu den Versuchen herangezogene winterannuelle Form mit gewissen feineren Unterschieden die gleichen Gesetzmäßigkeiten wie der Petkuser Winterroggen. Der bei 5—6° bzw. 12° bzw. 24° gekeimte Winterroggen war in der gleichen Vegetationsperiode nur dann zum Schossen gekommen, wenn das Auflaufen vor Ende April bzw. Mitte April, bzw. Ende März erfolgt war; für die Wintergerste liegen bei genau gleicher Versuchsanstellung die entsprechenden Daten etwas später: Mitte Mai bzw. Ende April bzw. Anfang April. Erst bei Überschreiten dieser Termine findet das durch horstförmiges Wachstum gekennzeichnete „Sitzenbleiben" der bei 5—6° bzw. 12° bzw. 24° aufgelaufenen Wintergerstenpflanzen statt. Aus diesen Abweichungen können wir schließen, daß Wintergerste wohl annähernd, aber nicht ganz so starker Einwirkungen niederer Temperaturen zum Auslösen des Schossens bedarf wie Winterroggen, daß also ihre „Kältebedürfnisse" etwas geringer sind.

Im übrigen stimmen die bei einem Vergleich von Wintergerste und Sommergerste gefundenen Gesetzmäßigkeiten durchaus mit den an Winter- und Sommerroggen beobachteten überein, weshalb ich mich unter Verzicht der Wiedergabe der Versuchsprotokolle darauf beschränke, in Tafel II die Entwicklung der vom 11. März bis 3. Juni bei verschiedenen Keimungstemperaturen aufgelaufenen Wintergerstenpflanzen zur Darstellung zu bringen. Datum der Saat und des Auflaufens der Versuchspflanzen bei den verschiedenen Keimungstemperaturen enthält die folgende Zusammenstellung, in welcher die einzelnen Versuchspflanzen nach dem Zeitpunkt ihres Auflaufens, also in der in Tafel II wiedergegebenen Reihenfolge angeordnet sind.

Tabelle 3. Datum der Saat und des Auflaufens der in Tafel II wiedergegebenen Versuchspflanzen von Friedrichswerther Mammuth Wintergerste.

Datum der Saat	Keimungstemperatur	Datum des Auflaufens	Datum der Saat	Keimungstemperatur	Datum des Auflaufens	Datum der Saat	Keimungstemperatur	Datum des Auflaufens
7. März	24°	11. März	4. April	12°	15. April	22. April	5—6°	11. Mai
28. Feb.	12°	11. „	11. „	24°	15. „	9. Mai	24°	12. „
21. „	5—6°	12. „	27. März	5—6°	16. „	14. März	1—2°	13. „
14. März	24°	17. „	21. Feb.	1—2°	21. „	2. Mai	12°	13. „
7. „	12°	18. „	11. April	12°	22. „	9. „	12°	20. „
28. Feb.	5—6°	20. „	4. „	5—6°	24. „	2. „	5—6°	20. „
14. März	12°	25. „	28. Feb.	1—2°	26. „	16. „	24°	20. „
7. „	5—6°	27. „	22. April	24°	26. „	9. „	5—6°	27. „
27. „	24°	30. „	11. „	5—6°	1. Mai	16. „	12°	27. „
14. „	5—6°	3. April	22. „	12°	2. „	23. „	24°	27. „
27. „	12°	6. „	7. März	1—2°	6. „	16. „	5—6°	3. Juni
4. April	24°	8. „	2. „	24°	6. „	4. April	1—2°	3. „

C. Versuche mit Weizen.

Zur genaueren physiologischen Prüfung kamen insgesamt 4 Weizensorten, nämlich:

1. Orig. Svalöfs Extra Squarehead II als obligat winterannueller Weizen,
2. Orig. Kittnauer Wechselweizen „ fakultativ „ Weizen,
3. Orig. Rimpaus Roter Schlanstedter Weizen . . . . } als obligat sommerannuelle Weizen.
4. Orig. Heines Kolben-Sommerweizen }

Die Auswahl der beiden letzteren war auf Grund bestimmter Beobachtungen der Jahre 1907—1910 getroffen, wonach das Schossen von Rimpaus Rotem Schlanstedter Sommerweizen noch in schwachem Maße von dem Durchlaufen einer Kälteperiode abhängig scheint, während dies bei Heines Kolben-Sommerweizen nicht mehr der Fall war (Gaßner, 14).

Die mit den erwähnten Weizensorten neuerdings durchgeführten Versuche sind in den folgenden Tabellen 4—7 wiedergegeben.

Tabelle 4. Schossen des Svalöfs Extra Squarehead II Winterweizen in Abhängigkeit von der Höhe der Keimungstemperatur und dem Zeitpunkt der Keimung.

Nr.	Datum der Saat	Keimungstemperatur	Datum des Auflaufens	Datum des Schossens	Nr.	Datum der Saat	Keimungstemperatur	Datum des Auflaufens	Datum des Schossens
Ia	10. Jan.	$1-2^0$	4. März	12. Juni	III a	21. Feb.	12^0	3. März	23. Juni
b	31. ,,	$1-2^0$	28. ,,	18. ,,	b	28. ,,	12^0	11. ,,	5. Juli
c	21. Feb.	$1-2^0$	16. April	9. Juli	c	7. März	12^0	18. ,,	8. ,,
d	28. ,,	$1-2^0$	23. ,,	15. ,,	d	14. ,,	12^0	26. ,,	15. ,,
e	7. März	$1-2^0$	29. ,,	23. ,,	e	27. ,,	12^0	7. April	2. Aug.
f	14. ,,	$1-2^0$	6. Mai	30. ,,	f	4. April	12^0	14. ,,	16. ,,
g	27. ,,	$1-2^0$	17. ,,	11. Aug.	g	11. ,,	12^0	21. ,,	30. ,,
h	4. April	$1-2^0$	30. ,,	13. ,,	h	22. ,,	12^0	2. Mai	bis 1. Okt. nichts geschoßt, Pflanzen niedrig, horstförmig
i	22.	$1-2^0$	16. Juni	27. ,,	i	2. Mai	12^0	14. ,,	
k	2. Mai	$1-2^0$	26. ,,	29. ,,	k	9. ,,	12^0	20. ,,	
l	9. ,,	$1-2^0$	3. Juli	15. Sept.	l	16. ,,	12^0	26. ,,	
					m	23. ,,	12^0	2. Juni	
					n	30. ,,	12^0	10. ,,	
					o	9. Juni	12^0	20. ,,	
					p	20. ,,	12^0	30. ,,	
IIa	10. Feb.	$5-6^0$	2. März	16. Juni	IVa	28. Feb.	24^0	4. März	28. Juni
b	21. ,,	$5-6^0$	15. ,,	25. ,,	b	7. März	24^0	11. ,,	7. Juli
c	28. ,,	$5-6^0$	23. ,,	2. Juli	c	14. ,,	24^0	18. ,,	10. ,,
d	7. März	$5-6^0$	27. ,,	5. ,,	d	27. ,,	24^0	31. ,,	12. Aug.
e	14. ,,	$5-6^0$	3. April	15. ,,	e	4. April	24^0	8. April	bis 1. Oktober nichts geschoßt, Pflanzen niedrig horstförmig
f	27. ,,	$5-6^0$	18. ,,	1. Aug.	f	11. ,,	24^0	14. ,,	
g	4. April	$5-6^0$	25. ,,	7. ,,	g	22. ,,	24^0	26. ,,	
h	11. ,,	$5-6^0$	1. Mai	10. Sept.	h	2. Mai	24^0	6. Mai	
i	22. ,,	$5-6^0$	13. ,,	bis 1. Okt. nichts geschoßt, Pflanzen niedrig, horstförmig	i	9. ,,	24^0	13. ,,	
k	2. Mai	$5-6^0$	22. ,,		k	16. ,,	24^0	20. ,,	
l	9. ,,	$5-6^0$	30. ,,		l	23. ,,	24^0	27. ,,	
m	16. ,,	$5-6^0$	7. Juni		m	30. ,,	24^0	3. Juni	
n	23. ,,	$5-6^0$	13. ,,		n	9. Juni	24^0	13. ,,	
o	30. ,,	$5-6^0$	19. ,,		o	20. ,,	24^0	24. ,,	
p	9. Juni	$5-6^0$	29. ,,		p	3. Juli	24^0	7. Juli	

Übersichtlicher als die in Tab. 4—7 wiedergegebenen tabellarischen Belege sind die beifolgenden graphischen Darstellungen (Abb. 4—7). Danach stellen von den untersuchten Weizensorten

Tabelle 5. Schossen des Kittnauer Wechselweizen in Abhängigkeit von der Höhe der Keimungstemperatur und dem Zeitpunkt der Keimung.

Nr.	Datum der Saat	Keimungstemperatur	Datum des Auflaufens	Datum des Schossens	Nr.	Datum der Saat	Keimungstemperatur	Datum des Auflaufens	Datum des Schossens
Ia	10. Jan.	$1-2^0$	10. März	12. Juni	IIIa	21. Feb.	12^0	3. März	15. Juni
b	31. ,,	$1-2^0$	2. April	14. ,,	b	28. ,,	12^0	12. ,,	16. ,,
c	21. Feb.	$1-2^0$	21. ,,	24. ,,	c	7. März	12^0	19. ,,	16. ,,
d	28. ,,	$1-2^0$	27. ,,	5. Juli	d	14. ,,	12s	26. ,,	20. ,,
e	7. März	$1-2^0$	5. Mai	11. ,,	e	27. ,,	12^0	7. April	25. ,,
f	14. ,,	$1-2^0$	14. ,,	17. ,,	f	4. April	12^0	15. ,,	1. Juli
g	27. ,,	$1-2^0$	26. ,,	24. ,,	g	11. ,,	12^0	22. ,,	10. ,,
h	4. April	$1-2^0$	6. Juni	5. Aug.	h	22. ,,	12^0	4. Mai	19. ,,
i	22. ,,	$1-2^0$	22. ,,	25. ,,	i	2. Mai	12^0	13. ,,	24. ,,
k	2. Mai	$1-2^0$	4. Juli	9. Sept.	k	9. ,,	12^0	20. ,,	28. ,,
l	9. ,,	$1-2^0$	7. ,,	18. ,,	l	16. ,,	12^0	27. ,,	1. Aug.
					m	23. ,,	12^0	3. Juni	5. ,,
					n	30. ,,	12^0	10. ,,	26. ,,
					o	9. Juni	12^0	21. ,,	8. Sept.
					p	20. ,,	12^0	30. ,,	19. ,,
IIa	10. Feb.	$5-6^0$	3. März	12. Juni	IVa	28. Feb.	24^0	4. März	21. Juni
b	21. ,,	$5-6^0$	12. ,,	13. ,,	b	7. März	24^0	11. ,,	22. ,,
c	28. ,,	$5-6^0$	20. ,,	14. ,,	c	14. ,,	24^0	18. ,,	23. ,,
d	7. März	$5-6^0$	28. ,,	17. ,,	d	27. ,,	24^0	31. ,,	24. ,,
e	14. März	$5-6^0$	4. April	21. ,,	e	4. April	24^0	8. April	1. Juli
f	27. ,,	$5-6^0$	18. ,,	28. ,,	f	11. ,,	24^0	15. ,,	3. ,,
g	4. April	$5-6^0$	27. ,,	12. Juli	g	22. ,,	24^0	26. ,,	20. ,,
h	11. ,,	$5-6^0$	3. Mai	14. ,,	h	2. Mai	24^0	6. Mai	25. ,,
i	22. ,,	$5-6^0$	13. ,,	22. ,,	i	9. ,,	24^0	13. ,,	27. ,,
k	2. Mai	$5-6^0$	22. ,,	29. ,,	k	16. ,,	24^0	20. ,,	2. Aug.
l	9. ,,	$5-6^0$	30. ,,	2. Aug.	l	23. ,,	24^0	27. ,,	14. ,,
m	16. ,,	$5-6^0$	8. Juni	12. ,,	m	30. ,,	24^0	3. Juni	23. ,,
n	23. ,,	$5-6^0$	13. ,,	19. ,,	n	9. Juni	24^0	13. ,,	29. ,,
o	30. ,,	$5-6^0$	19. ,,	29. ,,	o	20. ,,	24^0	24. ,,	bis 1. X. nichts geschoßt
p	9. Juni	$5-6^0$	30. ,,	8. Sept.	p	3. Juli	24^0	7. Juli	

Svalöfs Extra Squarehead einerseits und Heines Kolben-Sommerweizen andererseits gegensätzliche Extreme dar. Der erstere ist ein obligat winterannueller Weizen mit stark ausgeprägten

Tabelle 6. Schossen des Rimpaus Roten Schlanstedter Sommerweizen in Abhängigkeit von der Höhe der Keimungstemperatur und dem Zeitpunkt der Keimung.

Nr.	Datum der Saat	Keimungstemperatur	Datum des Auflaufens	Datum des Schossens	Nr.	Datum der Saat	Keimungstemperatur	Datum des Auflaufens	Datum des Schossens
Ia	10. Jan.	$1-2^0$	12. März	12. Juni	IIIa	21. Feb.	12^0	3. März	12. Juni
b	31. „	$1-2^0$	3. April	15. „	b	28. „	12^0	13. „	14. „
c	21. Feb.	$1-2^0$	27. „	5. Juli	c	7. März	12^0	20. „	15. „
d	28. „	$1-2^0$	30. „	5. „	d	14. „	12^0	27. „	18. „
e	7. März	$1-2^0$	6. Mai	10. „	e	27. „	12^0	8. April	23. „
f	14. „	$1-2^0$	15. „	16. „	f	4. April	12^0	16. „	27. „
g	27. „	$1-2^0$	30. „	24. „	g	11. „	12^0	22. „	8. Juli
h	4. April	$1-2^0$	6. Juni	2. Aug.	h	22. „	12^0	3. Mai	16. „
i	22. „	$1-2^0$	24. „	12. „	i	2. Mai	12^0	14. „	27. „
k	2. Mai	$1-2^0$	2. Juli	22. „	k	9. „	12^0	21. „	27. „
l	9. „	$1-2^0$	8. „	2. Sept.	l	16. „	12^0	29. „	2. Aug.
					m	23. „	12^0	3. Juni	11. „
					n	30. „	12^0	12. „	18. „
					o	9. Juni	12^0	21. „	1. Sept.
					p	20. „	12^0	3. Juli	18. „
IIa	10. Feb.	$5-6^0$	3. März	12. Juni	IVa	28. Feb.	24^0	4. März	14. Juni
b	21. „	$5-6^0$	16. „	14. „	b	7. März	24^0	12. „	15. „
c	28. „	$5-6^0$	22. „	16. „	c	14. „	24^0	18. „	17. „
d	7. März	$5-6^0$	29. „	16. „	d	27. „	24^0	1. April	21. „
e	14. „	$5-6^0$	5. April	18. „	e	4. April	24^0	8. „	25. „
f	27. „	$5-6^0$	18. „	27. „	f	11. „	24^0	15. „	28. „
g	4. April	$5-6^0$	26. „	7. Juli	g	22. „	24^0	27. „	17. Juli
h	11. „	$5-6^0$	3. Mai	10. „	h	2. Mai	24^0	7. Mai	24. „
i	22. „	$5-6^0$	13. „	21. „	i	9. „	24^0	13. „	26. „
k	2. Mai	$5-6^0$	22. „	27. „	k	16. „	24^0	20. „	28. „
l	9. „	$5-6^0$	30. „	2. Aug.	l	23. „	24^0	27. „	3. Aug.
m	16. „	$5-6^0$	5. Juni	10. „	m	30. „	24^0	3. Juni	12. „
n	23. „	$5-6^0$	13. „	16. „	n	9. Juni	24^0	13. „	25. „
o	30. „	$5-6^0$	19. „	20. „	o	20. „	24^0	24. „	5. Sept.
p	9. Juni	$5-6^0$	30. „	8. Sept.	p	3. Juli	24^0	7. Juli	bis 1. X. nichts geschoßt

»Kältebedürfnissen«, der nur bei einer Keimungstemperatur von $1-2^0$ während des ganzen Sommers schoßt, bei einer Keimungs-

Tabelle 7. Schossen von Heines Kolben Sommerweizen in Abhängigkeit von der Höhe der Keimungstemperatur und dem Zeitpunkt der Keimung.

Nr.	Datum der Saat	Keimungstemperatur	Datum des Auflaufens	Datum des Schossens	Nr.	Datum der Saat	Keimungstemperatur	Datum des Auflaufens	Datum des Schossens
Ia	10. Jan.	$1-2^0$	7. März	10. Juni	IIIa	21. Feb.	12^0	3. März	10. Juni
b	31. ,,	$1-2^0$	30. ,,	12. ,,	b	28. ,,	12^0	11. ,,	11. ,,
c	21. Feb.	$1-2^0$	16. April	21. ,,	c	7. März	12^0	18. ,,	12. ,,
d	28. ,,	$1-2^0$	24. ,,	30. ,,	d	14. ,,	12^0	26. ,,	14. ,,
e	7. März	$1-2^0$	3. Mai	6. Juli	e	27. ,,	12^0	7. April	14. ,,
f	14. ,,	$1-2^0$	11. ,,	14. ,,	f	4. April	12^0	14. ,,	18. ,,
g	27. ,,	$1-2^0$	21. ,,	18. ,,	g	11. ,,	12^0	22. ,,	26. ,,
h	4. April	$1-2^0$	2. Juni	1. Aug.	h	22. ,,	12^0	2. Mai	6. Juli
i	22. ,,	$1-2^0$	16. ,,	8. ,,	i	2. Mai	12s	13. ,,	15. ,,
k	2. Mai	$1-2^0$	29. ,,	20. ,,	k	9. ,,	12^0	19. ,,	20. ,,
l	9. ,,	$1-2^0$	6. Juli	30. ,,	l	16. ,,	12^0	27. ,,	26. ,,
					m	23. ,,	12^0	2. Juni	27. ,,
					n	30. ,,	12^0	9. ,,	6. Aug.
					o	9. Juni	12^0	21. ,,	14. ,,
					p	20. ,,	12^0	1. Juli	23. ,,
IIa	10. Feb.	$5-6^0$	2. März	11. Juni	IVa	28. Feb.	24^0	3. März	10. Juni
b	21. ,,	$5-6^0$	13. ,,	11. ,,	b	7. März	24^0	11. ,,	12. ,,
c	28. ,,	$5-6^0$	19. ,,	13. ,,	c	14. ,,	24^0	18. ,,	12. ,,
d	7. ,,	$5-6^0$	27. ,,	13. ,,	d	27. ,,	24^0	31. ,,	14. ,,
e	14. ,,	$5-6^0$	2. April	14. ,,	e	4. April	24^0	8. April	17. ,,
f	27. ,,	$5-6^0$	15. ,,	18. ,,	f	11. ,,	24^0	14. ,,	21. ,,
g	4. April	$5-6^0$	24. ,,	27. ,,	g	22. ,,	24^0	26. ,,	4. Juli
h	11. ,,	$5-6^0$	1. Mai	5. Juli	h	2. Mai	24^0	6. Mai	10. ,,
i	22. ,,	$5-6^0$	11. ,,	7. ,,	i	9. ,,	24^0	12. ,,	13. ,,
k	2. Mai	$5-6^0$	21. ,,	20. ,,	k	16. ,,	24^0	20. ,,	16. ,,
l	9. ,,	$5-6^0$	29. ,,	25. ,,	l	23. ,,	24^0	27. ,,	27. ,,
m	16. ,,	$5-6^0$	4. Juni	28. ,,	m	30. ,,	24^0	3. Juni	31. ,,
n	23. ,,	$5-6^0$	11. ,,	2. Aug.	n	9. Juni	24^0	13. ,,	8. Aug.
o	30. ,,	$5-6^0$	19. ,,	12. ,,	o	20. ,,	24^0	24. ,,	12. ,,
p	9. Juni	$5-6^0$	30. ,,	25. ,,	p	3. Juli	24^0	7. Juli	28. ,,

temperatur von $5-6^0$ in der gleichen Vegetationsperiode nur zum Blühen kommt, wenn die Keimung vor Anfang Mai, bei einer solchen von 12^0, wenn die Keimung vor Ende April, und

bei einer solchen von 24^0, wenn die Keimung vor Anfang April vollendet ist. Er zeigt also weitgehende Übereinstimmung mit dem früher beschriebenen Winter-Roggen und Winter-Gerste.

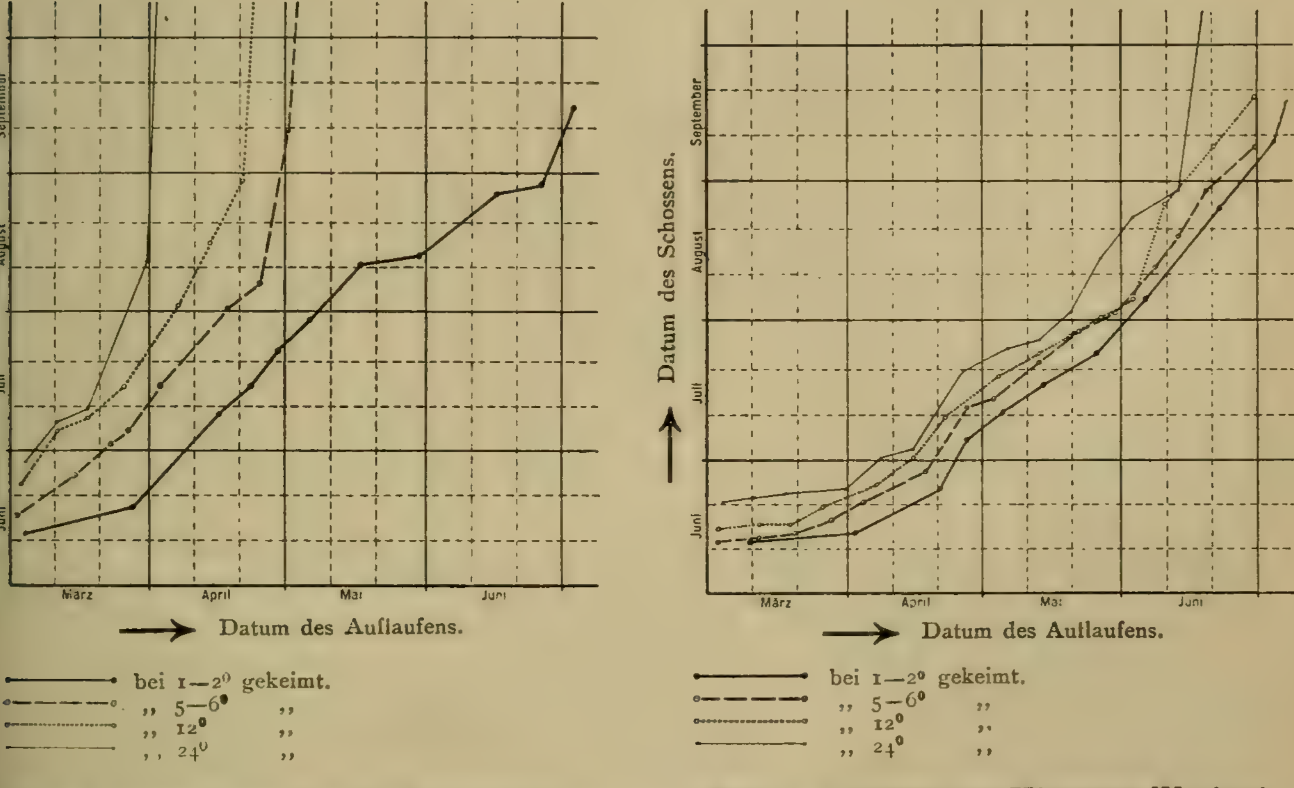


Abb. 4. Schossen von Svalöfs Extra Squarehead Winterweizen in Abhängigkeit von der Höhe der Keimungstemperatur.

Abb. 5. Schossen des Kittnauer Wechselweizens in Abhängigkeit von der Höhe der Keimungstemperatur.

Heines Kolben-Sommerweizen andererseits läßt keine Gesetzmäßigkeit der Einwirkung verschieden hoher Keimungstemperaturen erkennen.

Die beiden anderen untersuchten Weizen, Kittnauer Wechselweizen und Rimpaus Roter Schlanstedter, zeigen in ihren Kältebedürfnissen eine deutliche Mittelstellung zwischen den beiden zuerst beschriebenen Extremen, wobei der Kittnauer Wechselweizen in stärkerem Maße als der Rote Schlanstedter dem Typus von Svalöfs Extra Squarehead zuneigt; aber auch der Rimpaus Rote Schlanstedter läßt noch eine deutliche Abhängigkeit der Blütenauslösung von der Höhe der Keimungstemperatur erkennen und zeigt so, daß wir sommerannuellen Getreide-

sorten nicht schlechthin alle »Kältebedürfnisse« absprechen dürfen.

Die Mittelstellung des Wechselweizens kann nicht überraschen. Nach Schindler (69) sind Wechselweizen durch fortgesetzte Herbstaussaat aus Sommerweizen entstanden; sie sind

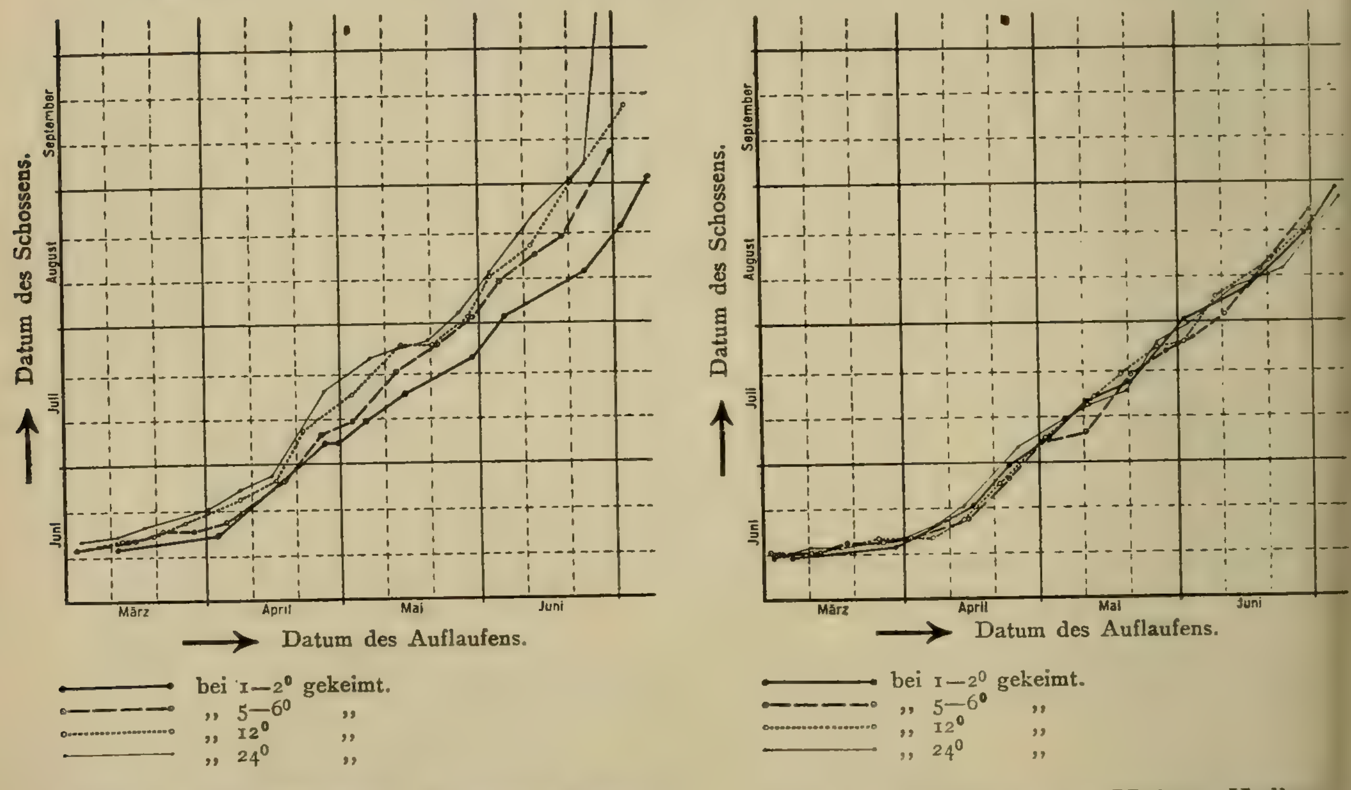


Abb. 6. Schossen von Rimpaus Roten Schlanstedter Sommerweizen in Abhängigkeit von der Höhe der Keimungstemperatur.

Abb. 7. Schossen von Heines Kolben-Sommerweizen in Abhängigkeit von der Höhe der Keimungstemperatur.

dadurch ausgezeichnet, daß sie sowohl bei Herbstaussaat wie bei Frühjahrsaussaat zu gedeihen vermögen, sind also in der oben gebrauchten Ausdrucksweise »fakultativ winterannuell«. Ihre »Anpassungsfähigkeit läßt sich nur durch Wechsel des Anbaus im Frühjahr und im Herbst erhalten« (Schindler, 69, S. 194).

Überraschender ist das Bestehen von »Kältebedürfnissen« bei Rimpaus Rotem Schlanstedter, weil dieser ausschließlich als Sommerweizen gebaut wird. Aber auch hier dürften Abstammung und Anbauverhältnisse die Erklärung geben. Nach der Zusammenstellung Hillmanns (26, S. 276) ist der Rote

Schlanstedter Sommerweizen aus einem französischen Winterweizen entstanden; seine beste Entwicklung und höchsten Erträge zeigt er nach Edler (6) in unserem Klima dann, wenn er im zeitigen Frühjahr gesät wird; er ist also sichtlich gewohnt, in den ersten Lebensstadien noch eine gewisse Kälteperiode durchzumachen, so daß die im obigen festgestellten Kältebedürfnisse dieses Sommerweizens mit den natürlichen Wachstumsbedingungen desselben in bestem Einklang stehen.

IV. Weitere Versuche mit Getreidepflanzen.

Die im vorigen angeführten Versuche wurden im folgenden Jahr in vereinfachter Form noch auf insgesamt 18 weitere verschiedene Winter- und Sommer-Getreidesorten, vor allem Gerste und Weizen ausgedehnt und auch für diese die spezifischen Kältebedürfnisse festgestellt; da die Befunde nichts prinzipiell Neues oder botanisch Bemerkenswertes boten, sei von einer Wiedergabe hier abgesehen und nur erwähnt, daß sich weitere Typen als die im vorigen aufgestellten nicht ausfindig machen ließen.

Dagegen sei auf einige Versuche näher eingegangen, denen eine abweichende Fragestellung zugrunde lag. Zunächst handelte es sich um die Frage, inwieweit die gleiche niedere Temperatur, wenn sie während verschiedener Entwicklungsstadien der Pflanzen zur Einwirkung gebracht wird, den gleichen blütenauslösenden Effekt auf Pflanzen ausübt, deren Blütenbildung an das Durchlaufen einer Kälteperiode gebunden ist. Zu dieser Frage liegen bereits einige eigene Versuche aus Südamerika vor (Gaßner, 14), in denen der damals genauer untersuchte subtropische Winterhafer (sog. Uruguayhafer) teils zuerst kalt und dann warm, teils zuerst warm und dann kalt zum Auflaufen gebracht wurde. Es hatte sich gezeigt, daß diejenigen Pflanzen, welche die ersten 5 Tage bei einer Keimungstemperatur von 6—9° zugebracht hatten und dann bei 25° zu Ende keimten, noch in der gleichen Vegetationsperiode schoßten, während die Pflanzen, die nur 1 Tag bzw. 2 Tage bei 25° angekeimt und dann während 7 bzw. 5 Tagen bei 6—9° zu Ende gekeimt, also mindestens gleichlang nur etwas später der gleichen niederen Temperatur ausgesetzt waren, nicht mehr zur Blütenbildung kamen.

Dieser Versuch wurde in etwas abgeänderter Form mit Petkuser Winterroggen wiederholt. Serie A. war 30 Stunden bei 24° angekeimt und dann 4 Wochen bei 1—2° gehalten, nach welcher Zeit die Pflanzen eine Keimblattlänge von etwa 20 mm aufwiesen; Serie B. war zuerst 4 Wochen bei 1—2° gehalten und dann auf 30 Stunden in eine Keimungstemperatur von 24° gebracht; diese Pflanzen zeigten hiernach eine Keimblattlänge von etwa 30 mm. Beide Serien waren gleichzeitig am 18. März angesetzt, die Pflanzen wurden gleichzeitig am 16. April pikiert und von da an nebeneinander und unter entsprechenden Bedingungen gehalten, wie die Pflanzen der weiter oben besprochenen Hauptversuchsreihen.

Die Pflanzen der Serie B. schoßten sehr regelmäßig vom 25. Juni an, die Pflanzen der Serie A. dagegen weit weniger regelmäßig erst Anfang August; der 4 wöchentliche Aufenthalt bei einer Keimungstemperatur von 1—2⁰ bewirkte also ein regelmäßiges Schossen, wenn er in dem ersten Keimungsstadium zur Anwendung kam, ein verspätetes und unregelmäßiges, wenn eine nur 30stündige Vorkeimung bei 24⁰ vorangegangen war. Die Wirkung der gleichen niederen Temperatur ist also im ersten Keimungsstadium deutlicher als in späteren.

Daß es andererseits möglich ist, auch bei völligem Ablauf des Keimungsprozesses bei 24⁰ Wintergetreide in der gleichen Vegetationsperiode zu schnellem und regelmäßigem Blühen zu bringen, zeigte die folgende Versuchsreihe, bei der so gekeimte Samen längere Zeit niederen Temperaturen von 0 bis — 5⁰ ausgesetzt wurden; das Innehalten konstanter Minustemperaturen war mir mit meinen technischen Hilfsmitteln nicht möglich, die Temperatur der täglich erneuerten Kältemischung stieg allmählich von — 5⁰ auf annähernd 0⁰.

Tabelle 8.

Versuch über die Einwirkung von Minus-Temperaturen auf das Schossen von Petkuser Winterroggen, der vorher in 3 Tagen bei + 24⁰ aufgelaufen war. Die Pflanzen wurden nach der Kältebehandlung unter natürlichen Verhältnissen im Versuchsgarten weiter kultiviert.

Nr.	Bei 24⁰ zur Keimung angesetzt am	Bei 24⁰ aufgelaufen am	Darauf folgender Aufenthalt bei 0⁰ bis — 5⁰	Ins Freie gepflanzt am	Erstes Schossen der Pflanzen am
a	7. April	10. April	vom 10. April bis 5. Mai	5. Mai	12. Juli
b	29. April	2. Mai	vom 2. Mai bis 5. Mai	5. Mai	bis Versuchsschluß (Anfang Oktober) nichts geschoßt, Pflanzen horstförmig wachsend
c	1. Mai	4. Mai	vom 4. Mai bis 5. Mai	5. Mai	
d	2. Mai	5. Mai	nicht bei Minus-Temperaturen gehalten	5. Mai	

Der vorstehende Versuch ist in verschiedener Hinsicht von Interesse: Serie a, die sehr lange (10. April bis 5 Mai) bei Minus-Temperaturen gehalten war, kam bald zum regelmäßigen Schossen; die am 5. Mai gleichzeitig ins Freie gebrachten und an diesem Tage äußerlich die gleiche Entwicklung zeigenden Serien b und c, die 3 bzw. 1 Tag bei 0 bis — 5⁰ gehalten waren, kamen bis Ende der Vegetationsperiode ebensowenig zum Schossen wie Serie d, die niederen

Temperaturen überhaupt nicht ausgesetzt war. Daraus folgt, daß nicht der einmalige Reiz einer Temperaturerniedrigung, sondern die längere Einwirkung tiefer Temperaturen den Prozeß der Blütenbildung auslöst. —

Weitere Versuche hatten die Frage der Abhängigkeit der blütenauslösenden Wirkung tiefer Temperaturen von einigen anderen gleichzeitig oder in der späteren Entwicklung zur Einwirkung gebrachten äußeren Faktoren zum Gegenstand; und zwar handelte es sich zunächst um die Frage, inwieweit die Wirkung der gleichen niederen Temperatur von der während ihrer Einwirkung herrschenden Beleuchtung mitbestimmt wird. In allen früheren Versuchen kamen die tiefen Temperaturen in Dunkelheit zur Anwendung, was dadurch möglich war, daß keimende bzw. gerade gekeimte Samen Verwendung fanden, denen also noch genügend C-Verbindungen zur Verfügung standen. In den folgenden Versuchen wurden ältere Pflanzen mit bereits entwickelten grünen Blättern verwendet.

Anfang Dezember 1911 wurden im Warmhaus bei über 20^0 eine größere Anzahl Körner des Petkuser Winterroggen zur Keimung ausgelegt, nach dem Keimen pikiert und bis zur Entwicklung von etwa 4—5 Blättern bei der gleichen Temperatur und voller Beleuchtung gehalten. Am 3. Januar 1912 kamen diese Pflanzen in ein ungeheiztes Kalthaus und wurden hier in folgender Weise verschieden behandelt:

Serie A (20 Pflanzen) in vollem Tageslicht.
„ B (20 „) nur in diffusem Tageslicht, gegen Sonnenstrahlen durch jeweilige Abblendung geschützt.
„ C (20 „) täglich nur mittags von 11 bis 11¼ Uhr dem diffusen Tageslicht ausgesetzt, sonst dunkel gehalten.

Die Temperaturbedingungen von Serie B und C waren also völlig gleiche; Serie A war natürlich bei direkter Insolation einer Temperaturerhöhung ausgesetzt.

Der Aufenthalt im ungeheizten Kalthaus dauerte vom 3. Januar bis 20. März; an diesem Tage kamen die Pflanzen gleichzeitig in ein Warmhaus bei Temperaturen von über 20^0 und vollem Tageslicht. Nach wenigen Wochen zeigten sich deutliche Unterschiede in der Blütenbildung: die Pflanzen der Serie A schoßten regelmäßig vom 18. April an, die der Serie B ebenfalls regelmäßig vom 24. April an; dagegen kam von Serie C der erste und einzige Halm am 15. Mai zum Schossen, während die Mehrzahl der Pflanzen bis zu dem durch später einsetzenden starken Meltaubefall bedingten Versuchsschluß (5. Juni) unter starker Bestockung rein vegetativ weiterwuchs. Kontrollpflanzen zu den Serien A—C waren bei gleicher Keimung und Vorbehandlung während der Zeit vom 3 Januar bis 20. März im Warmhaus bei etwa 20^0 und voller Beleuchtung gehalten; diese Pflanzen waren bei gleichen Kulturbedingungen bis zum 5. Juni ebenfalls nicht zum Schossen gekommen.

Ein Vergleich des Verhaltens der Kontrollpflanzen zu den Pflanzen der Serie A und B zeigt zunächst wieder die blütenauslösende Wirkung niederer Temperaturen; ein Vergleich der Serien B und C bzw. A, B und C zeigt weiter, daß die gleichen niederen Temperaturen nur bei den genügend beleuchteten Pflanzen blütenauslösend wirken. Das Ergebnis, daß die blütenauslösende Wirkung einer bestimmten Temperatur nur bei gleichzeitiger genügender Be-

leuchtung zur Geltung kommt, können wir auch dahin ausdrücken, daß Beleuchtung und niedere Temperaturen in der gleichen Richtung wirksam sind.

Diesen Versuchen ging gleichzeitig ein anderer parallel, in welchem Winterroggenpflanzen der gleichen Anzucht (Aussaat Anfang Dezember 1911) bei voller Beleuchtung teils in freier Luft, teils in kohlensäurefreier Atmosphäre der Einwirkung niederer Temperaturen ausgesetzt waren. Die ersteren entsprechen der oben erwähnten Serie A; die in kohlensäurefreier Atmosphäre gehaltenen Pflanzen (1 Topf mit 5 Pflanzen) waren als Serie D bezeichnet. Diese Pflanzen wurden am 28. Dezember noch bei der Temperatur von über 20° unter eine entsprechend große Glocke gebracht, die durch Kalilaugenlösung frei von Kohlensäure gehalten wurde. Am 3. Januar erfolgte wie bei den frei gehaltenen Pflanzen das Umstellen in die niederen Temperaturen des Kalthauses, wo sie also bei genau gleichen Temperaturen und gleicher Beleuchtung Aufstellung fanden und wie jene bis zum 20. März blieben. Ein Öffnen der Glocke erfolgte in dieser Zeit nur 3 mal, im übrigen wurde für Sauerstofferneuerung dadurch gesorgt, daß kohlensäurefreie Luft durchgesaugt wurde. Am 20. März wurden beide Serien A und D wie oben geschildert in das Warmhaus bei Temperaturen von über 20° überführt und nach weiteren 5 Tagen der kohlensäurefreie Aufenthalt der Serie D beendigt. Die Pflanzen der Serie A kamen hier, wie oben erwähnt, vom 18. April an zu regelmäßigem Schossen, die Pflanzen der Serie D vermochten bis Versuchsschluß (5. Juni) nicht zur Blütenbildung überzugehen. Die blütenauslösende Wirkung niederer Temperaturen steht also sichtlich auch mit der Kohlenstoffversorgung der Pflanzen in Zusammenhang derart, daß bei C-Mangel sonst blütenauslösende Temperaturen wirkungslos bleiben. —

Schließlich sei noch in Kürze einiger weiterer Versuche gedacht, in denen Pflanzen des Petkuser Winterroggens in der Zeit vom 4. April bis 19. Mai bei 1—2° zur Keimung gebracht, am 19. Mai in schon geschilderter Weise in große Töpfe pikiert und dann teils im Warmhaus bei Temperaturen über 25°, teils im Freien, und zwar in jedem Fall zum Teil in vollem Licht, zum Teil stark schattiert gehalten wurden. Eine völlige Unterdrückung der durch die niedere Keimungstemperatur von 1—2° induzierten Blütenauslösung wurde zwar nirgends beobachtet, jedoch zeigten auch diese Versuche deutlich die blütenhemmende Wirkung ungenügender Belichtung.

V. Versuche mit anderen Pflanzen.

In diesen Versuchen sollten vor allem die Kältebedürfnisse einiger zweijähriger Pflanzen festgestellt, also die Frage gelöst werden, inwieweit die Blütenauslösung zweijähriger Gewächse ebenfalls von dem Durchlaufen einer Kälteperiode abhängig ist. Die Technik dieser Versuche war zunächst dieselbe wie in den oben beschriebenen Versuchen mit Getreide; es wurden also Samen der betr. Pflanzen bei 1—2°, 5—6°, 12° und 24° zur Keimung ausgelegt, die dann nach zeitlich entsprechend gelegter Keimung so pikiert werden sollten, daß bei verschiedenen Temperaturen aufgelaufene Pflänzchen gleichzeitig ins Freie kamen.

Diese Versuche scheiterten daran, daß bei den niederen Temperaturen von 1—2⁰ und 5—6⁰ fast keine Keimungen eintraten, und die bei 12⁰ bzw. 24⁰ gleichzeitig gekeimten Pflanzen meist keine Unterschiede in der Entwicklung erkennen ließen. Daß es andererseits möglich ist, mit der erwähnten Technik niederer Keimungstemperaturen Erfolge zu erzielen, beweisen ältere Versuche von Gutzeit (21), der Rüben durch Keimen bei Temperaturen dicht über dem Keimungsminimum zur Blütenbildung in der gleichen Vegetationsperiode bringen konnte. Da mir eine den spezifischen Temperaturminima der betr. Versuchspflanzen entsprechende Anzahl konstanter niederer Temperaturen nicht zur Verfügung stand, mußte von einer Fortsetzung der Versuche zunächst Abstand genommen werden.

Die Versuche wurden dann im Winter 1911/12 mit veränderter Technik wieder aufgenommen: Samen der betr. Pflanzen wurden im Oktober bzw. November bei Gewächshaustemperaturen von etwa 20⁰ zum Auflaufen gebracht, die jungen Pflänzchen je nach Pflanzenart und Keimungsschnelligkeit im November bzw. Dezember in Töpfe pikiert und bis 3. Januar bei höheren Temperaturen (über 20⁰) belassen. Am 3. Januar wurden die Pflanzen jeder Art in 2 Serien geteilt, die einen im Kalthaus bei annähernd natürlichen winterlichen Temperaturen gehalten, die anderen im Warmhaus bei Temperaturen von etwa 20⁰ belassen. Mitte April kamen dann alle Pflanzen in gleicher Weise ins Freie.

Unterschiede in der Blütenbildung zeigten sich bei allen zur Untersuchung herangezogenen Pflanzen, indem abgesehen von ganz vereinzelten Exemplaren stets nur diejenigen Pflanzen zur Blütenbildung im Sommer 1912 schritten, welche die Monate Januar bis Mitte April im Kalthaus unter annähernd natürlichen niederen Temperaturen verbracht hatten. Diese Abhängigkeit der Blütenbildung von der Einwirkung niederer Temperaturen wurde für folgende Pflanzen festgestellt: Beta vulgaris L., Spinacia oleracea L., Brassica oleracea L. (Kopfkohl), Brassica Rapa L. (Winterrüben), Brassica Napus L. (Winterraps), Berteroa incana DC., Daucus Carota L., Carum Carvi L., Oenothera biennis L., Hyoscyamus niger L., Verbascum Thapsus L., Digitalis purpurea L., Cichorium Endivia L., Crepis biennis L.

Nach dieser Zusammenstellung zeigen Vertreter sehr verschiedener Familien in gleicher Weise eine Abhängigkeit der Blütenbildung von dem Durchlaufen einer Kälteperiode; die zweijährigen Gewächse unseres Klimas scheinen daher ganz allgemein in ihrer Blütenbildung an die Einwirkung niederer Temperaturen gebunden zu sein.

Die vorstehenden Versuche erfuhren eine gewisse Fortsetzung in den folgenden Beobachtungen. Exemplare von Berteroa incana, Beta vulgaris und Crepis biennis, die im Winter 1911/12 im Warmhaus gehalten und deswegen im Sommer nicht zur Blütenbildung gekommen waren, wurden im Winter 1912/13 teils im Warmhaus, teils im Kalthaus weiter kultiviert; auch hier blühten in dem darauffolgenden Sommer nur die kalt gehaltenen,

während die warm gehaltenen auch im Sommer 1913 rein vegetativ weiterwuchsen. Diese Versuche ergeben also eine Bestätigung der älteren entsprechenden Feststellungen von Klebs (33, 34 a. a. O.) über die Beeinflussung der Lebensdauer zweijähriger Gewächse durch winterliche Warmkultur. —

Bei Besprechung der Kältewirkung auf keimende Samen und junge Pflanzen sei auch einiger Versuche gedacht, in denen eine früher von Fr. Haberlandt (22) angeschnittene Frage einer Nachprüfung unterzogen wurde. Fr. Haberlandt gibt an, daß Leinsamen, die im angequollenen Zustande einer starken Frostwirkung ausgesetzt waren, bei früherer Blütenbildung und Reife gleichzeitig kräftigere Pflanzen hervorgehen ließen als nicht so vorbehandelte Samen. Kny (40) hat dann mit anderen, außerdem nicht vorgequollenen Samen ähnliche Versuche durchgeführt, ohne einen solchen Erfolg zu erzielen. Eine Widerlegung der auch heute noch in unwidersprochener Form hier und da anzutreffenden Haberlandtschen Untersuchungen konnten diese Knyschen Versuche natürlich nicht bedeuten, was übrigens ihr Autoı auch nicht behauptet.

Die Ergebnisse Fr. Haberlandts erschienen mir von vornherein deswegen unwahrscheinlich, weil Linum usitatissimum bekanntlich eine einjährige Pflanze ist und in seinen Kulturbedingungen keinerlei Anpassung der ersten Entwicklungsstadien an niedere Temperaturen aufweist. Im Gegenteil ist es eine bekannte Tatsache, daß junge Leinpflanzen ziemlich frostempfindlich sind, wie auch in diesem Jahr bei dem starken Kälterückfall des Mai erfrorene Leinfelder häufig zu beobachten waren.

Die Haberlandtschen Versuche wurden 1909 auf meinem damaligen Versuchsfeld Montevideo-Sayago (Uruguay) in umfangreicher Weise wiederholt. Serie A der Samen blieb unbehandelt, B und C wurden genau wie in den Versuchen Haberlandts zunächst 24 Stunden vorgequollen und dann mit tiefen Temperaturen vorbehandelt, Serie B 5 Tage lang bei 0^0 gehalten, Serie C 5 Tage lang in einem Kälteapparat belassen, dessen Temperatur in den ersten 3 Tagen zwischen — 15 und — 12^0 schwankte und in den letzten 2 Tagen allmählich auf 0^0 stieg. Die Aussaat aller Samen erfolgte gleichzeitig am 29. September auf Parzellen von je 10 qm mit einer Saatmenge von 35 g pro Parzelle. Zur Verwendung kamen 4 verschiedene Herkünfte, 1 argentinische, 2 deutsche, 1 russische Leinsaat.

Das Ergebnis aller Versuche war absolut negativ, nirgends ließen sich Unterschiede zwischen vorbehandelten und nicht vorbehandelten Parzellen beobachten. Die Angaben Fr. Haberlandts stellen also keinen Fall einer beschleunigenden oder verbessernden Einwirkung niederer Temperaturen auf Pflanzenwachstum dar.

VI. Kältebedürfnisse und Frosthärte als korrelative Eigenschaften annueller Gewächse.

Werden im Frühjahr Sommer- und Wintergetreide nebeneinander zur Aussaat gebracht, so entwickelt sich nur das erstere

in normaler Weise zur Blütenbildung und Reife, während das Wintergetreide unter starker Bestockung den ganzen Sommer rein vegetativ weiterwächst. Die Ursache hatten wir im obigen in den »Kältebedürfnissen« des Wintergetreides kennen gelernt, die bei Frühjahrssaat nicht erfüllt werden.

Werden nun umgekehrt im Herbst Sommer- und Wintergetreide nebeneinander ausgesät, so vermag unter diesen Bedingungen nur das letztere geeignete Existenzbedingungen zu finden. Die Erfahrung zeigt, daß das Sommergetreide nicht frosthart genug ist, um die niederen winterlichen Temperaturen auszuhalten. Bedingten die »Kältebedürfnisse« die Notwendigkeit der Herbstkeimung der winterannuellen Pflanzen, so ist die mangelnde Frosthärte der sommerannuellen der Grund dafür, daß diese nur bei Frühjahrskeimung geeignete Existenzbedingungen finden. Spezifische Kältebedürfnisse und spezifische Frosthärte sind also in gleicher Weise zur Charakterisierung winter- oder sommerannueller Lebensweise heranzuziehen.

Die Tatsache der mangelnden Frosthärte der sommerannuallen Formen ist eine auch im praktischen Pflanzenbau so bekannte Erscheinung, daß ich mich auf die Wiedergabe weniger eigener Beobachtungen beschränken kann. Ich erwähne zunächst das Ergebnis eines bereits 1913 beschriebenen Versuches (Gaßner und Grimme 16, S. 511): »so wurden z. B. Keimpflanzen des als winterhart bekannten Petkuser Winterroggens und des nicht winterharten Petkuser Sommerroggens, beide mit einer Keimblattlänge von ca. 6 cm und unter gleichen Verhältnissen herangezogen, einer gleichmäßigen Kälteeinwirkung ausgesetzt, die bei einer Anfangstemperatur von — 9,8^0 und einer Endtemperatur von — 5,7^0 14 Stunden anhielt; von 10 Winterroggenpflänzchen blieben 9 lebend, während die 10 Sommerroggenpflänzchen ausnahmslos abgetötet wurden.«

Der Petkuser Winterroggen also, der als obligat winterannuelle Pflanze zu seiner normalen Entwicklung die Einwirkung einer Kälteperiode verlangt, ist dafür auch imstande, besonders tiefe Kältegrade zu ertragen; da weiter der Sommerroggen weder Kältebedürfnisse, noch besondere Frosthärte aufweist, so erscheinen die Eigenschaften der Kältebedürfnisse und

der Frosthärte korrelativ miteinander verbunden. In diesem Sinne seien nun noch die folgenden Beobachtungen über Frosthärte der im obigen (Abschnitt III) auf Kältebedürfnisse ausführlich geprüften Getreidesorten wiedergegeben.

Körner dieser 8 Sorten wurden im November 1912 bei Zimmertemperatur zum Auflaufen gebracht, und die Töpfe ins Freie gestellt, nachdem die Pflänzchen durchschnittlich 3—4 Blätter entwickelt hatten. Der Winter 1912/13 war ziemlich linde; trotzdem waren sämtliche 20 Pflanzen des Petkuser Sommerroggens, 20 Pflanzen Heines Hanna-Gerste und 20 Pflanzen Heines Kolben-Sommerweizen im März abgestorben. Von den 20 Pflanzen Rimpaus Roter Schlanstedter lebten zu dieser Zeit noch 8, vom Kittnauer Wechselweizen, Svalöfs Extra Squarehead-Winterweizen, Friedrichswerther Mammuth-Wintergerste und Petkuser Winterroggen bis auf vereinzelte Ausnahmen, die eine Gesetzmäßigkeit nicht erkennen ließen, alle Pflanzen.

Der Versuch wurde mit der gleichen Versuchsanstellung im November 1913 und 1914 wiederholt; die Ergebnisse des Winters 1913/14 stimmen mit denen des Vorjahres annähernd überein. In dem strengen Winter 1914/15 aber waren außer den übrigen Sommergetreidepflanzen (Petkuser S.-R., Heines Hanna S.-G., Heines Kolben S.-W.) auch sämtliche Pflanzen von Rimpaus Roter Schlanstedter S.-W. abgetötet; von je 40 Pflanzen waren bei dem Petkuser W.-R. 2, bei Svalöfs Extra Squarehead W.-W. 0, beim Kittnauer Wechselweizen 9, bei der Friedrichswerther Mammuth W.-G. 14 abgestorben.

Vergleichen wir speziell für die 4 verschiedenen Weizensorten: Svalöfs Extra Squarehead mit sehr tiefen, Kittnauer Wechselweizen mit weniger hohen, Rimpaus Roter Schlanstedter mit noch geringeren und Heines Kolben mit fehlenden Kältebedürfnissen, diese Kältebedürfnisse mit der in den Jahren 1912—14 beobachteten Frosthärte, so ergibt sich ein auffallender Parallelismus: Pflanzen tiefer Kältebedürfnisse sind auch imstande, die tiefsten Kältegrade zu ertragen, Pflanzen ohne Kältebedürfnisse sind im geringsten Grade frosthart. Ebenso erscheinen bei den untersuchten Roggen- und Gerstensorten Kältebedürfnisse und Frosthärte korrelativ miteinander verbunden.

VII. Über „ökologische" Kardinalpunkte der Temperatur in der Entwicklung annueller Pflanzen.

In seinen »physiologischen Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur« hat J. Sachs (61) 1860 den Begriff des »Optimums« eingeführt und in einer nachträglichen Bemerkung 1892 (61) nochmals genauer dahin definiert, »daß das Temperatur-Optimum das Maximum der Wachstums-Geschwindigkeit verursacht, daß ebenso durch das Lichtoptimum die maximale Kohlensäurezersetzung hervorgerufen. Überall, wo sich physiologische Wirkungen durch eine zur Abszissenachse zurückkehrende Kurve darstellen lassen, bedeutet Optimum denjenigen Punkt der Abszisse an welchem die maximale (höchste) Ordinate steht.«

Nun hat schon Pfeffer (56, II, S. 78) betont, daß »für das beste Gesamtgedeihen der Pflanze nicht immer diejenige Konstellation der Faktoren die günstigste ist, »bei welcher die größte Wachstumsschnelligkeit erzielt wird.« Ein Beispiel für die Richtigkeit dieses Satzes bieten die 1906 gemachten Beobachtungen (Appel und Gaßner, 2), wonach Sommergetreidepflanzen, die in den ersten Vegetationstagen und -wochen bei Temperaturbedingungen schnellsten Wachstums gehalten wurden, eine spätere dauernde Schädigung zutage treten ließen, die sich in einem typischen Krankheitsbild, insbesondere vorzeitigem Vergilben der Blätter zu erkennen gab. Weiter sei hier der älteren Versuche Hellriegels (24, S. 435) gedacht, nach denen Sommergerste dann eine schlechtere Entwicklung zeigt, wenn sie in der ersten Vegetationshälfte bei Temperaturen schnellen Wachstums gehalten wurde. Hellriegel teilt die Entwicklung der Sommergerste in zwei Hälften, die Zeit von der Keimung bis zum Schossen und die Zeit vom Schossen bis zur Reife und findet, daß die höhere, für die zweite Entwicklungshälfte günstigste Temperatur nicht in der vorhergehenden Zeit zur Einwirkung gebracht werden darf. Auch bestimmte Angaben von Wollny (90, S. 496) lassen sich in dem gleichen Sinne verwerten.

Noch auffallender wird die einer normalen Entwicklung hinderliche, ein »optimal schnelles« Wachstum fördernde Ein-

wirkung höherer Temperaturen bei denjenigen Getreidesorten, deren Auslösung der Blütenbildung, wie es im obigen ausgedrückt ist, an die Erfüllung bestimmter »Kältebedürfnisse« gebunden ist. Das ist schon bei gewissen Sommergetreidesorten in ungleich höherem Maße bei den obligat winterannuellen Wintergetreidearten der Fall. Von den ersteren sei hier nochmals auf das Verhalten von Rimpaus Rotem Schlanstedter Sommerweizen verwiesen; es ist kein Zufall, daß dieser Weizen im Gegensatz zu anderen Sommerweizensorten nur bei sehr früher Saat befriedigende Erträge liefert (Edler 6), denn nur bei solcher wird den Kältebedürfnissen Rechnung getragen. Von Edler selbst allerdings werden die Ergebnisse dahin gedeutet, daß bei später Aussaat der »langen Vegetationszeit« dieses Weizens nicht genügend Rechnung getragen wird. Es wird auf die Beurteilung der Vegetationsdauer noch zurückzukommen sein.

Bei den eigentlichen Wintergetreidearten ist, wie die obigen Versuche zeigten, die ganze Entwicklung, insbesondere das Auslösen der Blütenbildung in noch höherem Maße an die notwendige Einwirkung tiefer Temperaturen gebunden. Möglicherweise beziehen sich auch die Mitteilungen von Babinct (3) über das grasartige Wachstum der Cerealien in heißen Ländern, die Angaben von Edwards und Colin (7) über das Nichtblühen des Weizens im wärmeren Klima und die von Humboldt (27) berichtete Unterdrückung der Blütenbildung des Weizens im tropischen Mexiko auf winterannuelle Getreidesorten; denn ich selbst habe im tropischen Rio de Janeiro gelegentlich blühende Weizenpflanzen gefunden.

Die Temperaturen, welche eine zur normalen Entwicklung gehörige Auslösung der Blütenbildung bei winterannuellen Gräsern bedingen, liegen weit unter denjenigen, bei denen schnellstes Wachstum erfolgt, und zwar sowohl bei einer Einwirkung dieser Temperaturen während des Keimungsprozesses selbst wie aber auch in den späteren Entwicklungsstadien der Blattbildung und Bestockung. Stets haben wir eine wesentliche Differenz zwischen den Temperaturen schnellsten Wachstums, dem Optimum im Sachsschen Sinne und dem von Schimper (66, S. 60) aufgestellten und auch von Pfeffer

(56, S. 78) übernommenen Begriff des »ökologischen Optimum« d. h. derjenigen Temperatur, welche zum Durchlaufen der normalen Entwicklung der Pflanzen die geeignetste scheint. Winterannuelle Pflanzen haben in den ersten vegetativen Entwicklungsstadien »ökologische Temperaturoptima«, die außerordentlich tief unter dem physiologischen Optimum liegen.

Die Frage des ökologischen Optimums berührt hier also weitgehend die Frage der Blütenbildung und der verschiedenartigen Bedingungen von vegetativem Wachstum und Fortpflanzung. Es geht das auch aus Beobachtungen an anderen Pflanzen hervor; die im obigen berichtete »vorzeitige« blütenauslösende Wirkung niederer Temperaturen auf zweijährige Gewächse, die auch von Rimpau (60), Aderhold (1), Gutzeit (20, 21) und Puchner (58) festgestellt wurde, gehört ebenso hierher, wie die Unterdrückung der Blütenbildung zweijähriger Gewächse durch Kultur bei höheren Temperaturen, wie sie von Fr. Müller (53) und Wettstein (87) unter natürlichen Verhältnissen beobachtet und von Klebs (32, 33 u. a. O.) nicht nur bei zweijährigen, sondern auch bei perennierenden Pflanzen experimentell erzwungen wurde. Weiter finden wir vor allem bei Krasan (41) an der Hand zahlreicher ausgezeichneter Beobachtungen, nicht nur für hapaxanthische Pflanzen, sondern auch für Sträucher und Bäume ausgeführt, »daß der Stoffwechsel, auf welchem die Anlage und Fortbildung der Blüten beruht, mitunter bei sehr niedriger Temperatur beginnt, bei höheren Graden aber unterbleibt. Anfangstemperatur der Blütenbildung werden wir daher jenen Temperaturgrad nennen, bei welchem der hierzu nötige Stoffwechsel beginnt«. Die Krasanschen Ausführungen berühren also sichtlich die Frage des ökologischen Optimums, was auch aus den folgenden Ausführungen hervorgeht: »Der Ausdruck Entwickelung kann bei einer Pflanze dreierlei Bedeutung haben, denn wir pflegen damit bald das Zuschreiten derselben auf das Ziel: Blüte und Frucht, bald das Zunehmen ihres Volumens, bald das Größerwerden ihrer Maße (Trockensubstanz) zu bezeichnen«. —

In der Sachsschen Definition des Begriffes Optimum wird dem Bestehen eines »ökologischen« Optimums nicht Rechnung getragen, wie dieser Begriff überhaupt Sachs unbekannt ge-

blieben ist. Seine Feststellungen über die den verschiedenen Entwicklungstadien spezifischen Kardinalpunkte der Temperatur beziehen sich vor allem auf die Tatsache, daß Minimum, Optimum und Maximum der Entwicklungsgeschwindigkeit in den verschiedenen Entwicklungsstadien der Pflanze verschieden liegen. Wir müssen diese Feststellungen dahin ergänzen, daß neben diesen »physiologischen« Kardinalpunkten ökologische Kardinalpunkte bestehen, die wenigstens in bestimmten Entwicklungsstadien außerordentlich verschieden und ungleich tiefer liegen als die physiologischen Optima; Überschreiten des ökologischen Maximums bedingt anormale Entwicklung späterer Stadien und Unterdrückung der Blütenbildung. Daß die einzelnen annuellen Pflanzen sich im übrigen außerordentlich verschieden verhalten und verschiedene Differenzen zwischen physiologischen und ökologischen Optima aufweisen, geht schon aus dem Vergleich der sommer- und winterannuellen Formen hervor; bei den sog. ephemeren Pflanzen scheinen physiologische und ökologische Kardinalpunkte der Temperatur annähernd zusammenzufallen.

Es ist nun aus verschiedenen Gründen nicht möglich, absolute Werte der ökologischen Kardinalpunkte der Temperatur für ein bestimmtes Entwicklungsstadium anzugeben. Es liegt das in der Natur des ökologischen Optimismus begründet, dessen Begriff zum Ausdruck bringen soll, daß die Entwicklungsbedingungen des betreffenden Stadiums mit den Gesamtentwicklungsbedingungen während der gesamten Vegetationsdauer in Einklang steht. Daraus folgt zunächst, daß wir nicht immer in der Lage sind, das ökologische Optimum der Temperatur an dem betr. Entwicklungsstadium, in dem es zur Entwicklung gebracht wird, zu erkennen; vielmehr pflegen sich seine Wirkungen meist erst in einem späteren Entwicklungsstadium der Pflanzen zu zeigen, sind also in mehr oder minder hohem Maße von diesen späteren Kulturbedingungen abhängig und modifizierbar. Diese Abhängigkeit bedingt auch die Möglichkeit von Verschiebungen der ökologischen Optima innerhalb verschiedener Entwicklungsstadien. So ist oben angeführt, daß z. B. Winterroggenpflanzen dann trotz Frühjahrsaussaat zur normalen Blütenbildung in der gleichen Vegetationsperiode schreiten, wenn sie bei sehr tiefen Temperaturen keimen; in

diesem Fall kann also das ökologische Optimum der nächsten Entwicklungsstadien der Blattbildung und Bestockung relativ hoch liegen. Werden andererseits Winterroggenpflanzen bei höheren Temperaturen zur Keimung gebracht, so müssen gerade die Temperaturen in den folgenden Entwicklungsstadien der Blattbildung und Bestockung besonders tief und weit unter der Grenze optimalen Wachstums, unter Bedingungen sogar sichtlich unter der Grenze des physiologischen Wachstumsminimums gehalten werden, wenn eine normale Entwicklung, insbesondere normale Blütenbildung erfolgen soll. In diesem Fall braucht eine hohe Keimungstemperatur, die mit derjenigen höchster Keimungsgeschwindigkeit zusammenfällt, durchaus nicht schädlich zu sein und nicht mehr eine Überschreitung des ökologischen Optimums darzustellen.

Weiter liegt es in der Natur des ökologischen Optimums begründet, daß dieses, soweit von dem Temperaturoptimum die Rede ist, von den übrigen gleichzeitig einwirkenden Faktoren in ganz besonderem Maße abhängig ist und von diesen mitbestimmt wird. Es sei hier darauf verwiesen, daß nach den obigen Feststellungen die gleichen niederen Temperaturen auf den Winterroggen je nach Beleuchtung und Kohlensäuregehalt der Luft, also je nach den sonstigen Ernährungsbedingungen ganz verschiedene Wirkungen ausüben. Das Zusammenwirken von Temperatur und Licht auf die Entwicklung der Pflanzen und die gegenseitige Bedingtheit der Wirkungen dieser Faktoren sind so auffällige, daß sie schon früh die Aufmerksamkeit auf sich gezogen haben. Schon Sendtner (75) hat klar erkannt, daß das Licht auf die „vegetative Sphäre" beschränkend einwirkt und so die Wirkung der Temperatur entsprechend beeinflußt. Und Krasan (41) sagt 1870 im Anschluß an seine Feststellungen über die blütenfördernde Wirkung niederer Temperaturen und die blütenhemmende höherer Temperaturgrade in bezug auf das Licht: „Das Licht ist . . . dem Stoffwechsel gegenüber ein Reduktionsmittel der Wärme und wirkt in seinen höheren Graden so wie eine Mäßigung oder Herabsetzung der Temperatur." In experimentell einwandfreier Weise ist dann vor allem bekanntlich Klebs (32, 33, 34, 36, 37) der Frage nähergetreten, in welcher Weise das Zusammenwirken von

Licht, Temperatur und anderen Faktoren die Entwicklung der anderen Pflanzen beeinflußt. Wenn es in den Versuchen des III. Abschnittes gelang, in so eindeutiger Weise diejenigen Temperaturen zu ermitteln, welche unter der Voraussetzung des weiteren Entwicklungsverlaufs bei höheren Temperaturen in bester Weise die Blütenbildung auslösen, also als ökologisch vorteilhaft anzusprechen sind, so war dies nur dadurch möglich, daß in diesen Hauptversuchsreihen die Mitwirkung anderer Faktoren, vor allem des Lichtes, durch Ablauf der Keimung in Dunkelheit ausgeschaltet wurde. Daß bei Verwendung älterer grüner Pflanzen ungleich kompliziertere Verhältnisse vorliegen und die Feststellung der ökologischen Kardinalpunkte der Temperatur eine ungleich schwankendere wird, kann keinem Zweifel unterliegen, und geht aus den wenigen im IV. Abschnitt mitgeteilten Versuchsreihen ebenso hervor wie aus den umfangreichen, mit anderen Versuchspflanzen durchgeführten Versuchen von Klebs.

VIII. Über die blütenauslösende Wirkung niederer Temperaturen.

Da die Auslösung der Blütenbildung durch niedere Temperaturen nicht nur bei bestimmten annuellen Pflanzen, sondern auch sonst im Pflanzenreich vielfach zu beobachten ist (Krasan, 41, Möbius, 50, 51, u. a.), mußte eine Deutung der im obigen festgestellten Gesetzmäßigkeiten innerhalb des allgemeinen Problems der Bedingungen der Blütenbildung wünschenswert erscheinen.

Zunächst läßt sich an das Vorliegen einer Reizwirkung denken. »Damit Wintergetreide zum Schossen kommt, ist ein Reiz notwendig, der unter natürlichen Verhältnissen durch den Frost oder doch durch niedere Temperaturen geliefert wird«, sagt unlängst Fruwirth (13), ohne allerdings einen Beweis dieser Auffassung zu erbringen. Selbstverständlich dürfte eine Temperaturerniedrigung als Reiz auf den pflanzlichen Organismus wirken, jedoch spricht alles dafür, daß dieser Reiz nicht primär und unmittelbar die Blütenbildung auszulösen vermag. Daß die Temperaturerniedrigung an sich nicht blütenauslösend

wirkt, zeigt die Tatsache, daß eine einmalige oder mehrmalige ein- bis wenigtägige Temperaturerniedrigung kein Schossen winterannueller Pflanzen auslöst; vielmehr müssen niedere Temperaturen längere Zeit zur Einwirkung gebracht werden, um den gewünschten Effekt zu erzielen. Nun könnte zwar an die Notwendigkeit einer wochenlangen Präsentationszeit gedacht werden; da jedoch, wie unten gezeigt wird, dieser lange Aufenthalt nachweislich eine Änderung der chemischen Zusammensetzung der Pflanze bedingt und den Ernährungszustand der Pflanze sichtlich beeinflußt, so können wir die blütenauslösende Wirkung niederer Temperaturen unmöglich nur als eine direkte Reizwirkung ansprechen, sondern höchstens an eine solche auf dem Umweg einer Reizwirkung durch Änderung der chemischen Konstitution denken. Auch sei darauf hingewiesen, daß wochen- oder monatelange Präsentationszeiten nicht gerade zu den landläufigen Erscheinungen der Reizphysiologie zählen, und daß eine Feststellung der sonst bei Reizvorgängen zu beobachtenden Gesetzmäßigkeiten, insbesondere eines Reizmengengesetzes, nicht möglich scheint.

Auf einem anderen Wege versuchte s. Zt. J. Sachs (62) die Erklärung der Abhängigkeit der Blütenbildung der höheren Pflanzen von äußeren Faktoren. Bereits 1864 gibt er dem Gedanken Ausdruck, daß die Blütenbildung an das Auftreten von Substanzen gebunden scheint, »welche zur Blütenbildung spezifisch geeignet sind«; in mehreren späteren Arbeiten (63, 64) wird dieser Gedanke der spezifischen blütenbildenden Stoffe und deren Entstehung unter bestimmten äußeren Bedingungen weiter ausgeführt.

Dieser Auffassung ist vielfach widersprochen; ich erwähne neben Vöchting (85) und Pfeffer (56, S. 234) die annähernd gleichzeitig von Loew (45) und H. Fischer (9) erhobenen Bedenken, die an Stelle der von Sachs geforderten spezifischen blütenbildenden Stoffe das Erreichen eines bestimmten Ernährungszustandes, insbesondere eines relativ hohen Gehaltes an Kohlehydraten, für die Auslösung der Blütenbildung verantwortlich machen, nachdem schon Klebs (33, 34) kurz vorher ähnliche Gedanken ausgesprochen und im besonderen gezeigt hatte, daß der Sachssche experimentelle Nachweis der

Bildung spezifischer Blütenstoffe in den grünen Blättern mittels ultravioletter Strahlen auf einem Versuchsfehler beruht, also hinfällig ist (Klebs, 32). Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sich die ganz auffälligen Beziehungen zwischen Blütenbildung und äußeren Verhältnissen, so z. B. die blütenfördernde Wirkung starker Beleuchtung oder einer Steigerung des CO_2-Gehaltes der Luft (H. Fischer, 10), mit der von Klebs, Loew und H. Fischer gegebenen Erklärung in einen überaus natürlichen Zusammenhang bringen lassen und der Sachsschen Hypothese den Boden nehmen; auch die bekannten experimentellen Untersuchungen Goebels (17 u. a. O.) sprechen gegen die Annahme spezieller »organbildender« Stoffe und für die weitgehende Bedeutung von Art und Menge der vorhandenen Nährstoffe für die Entwicklungsrichtung des pflanzlichen Organismus. Von älteren Autoren, welche die Auslösung des Blütenvorganges mit dem Assimilationsprozeß und der durch diesen bedingten Anhäufung organischer Stoffe in ursächlichen Zusammenhang bringen, sei vor allem auf Krasan (41, z. B. S. 360) verwiesen, der an der Hand eines umfangreichen Beobachtungsmateriales das Zusammenwirken von Licht und Temperatur und deren beiderseitigen Einfluß auf die Blütenbildung auf dem Umweg des Ernährungszustandes der Pflanze darlegt und so der Vorläufer von Vöchting (84 u. a. O.) und vor allem der klassischen experimentell-physiologischen Untersuchungen von Klebs geworden ist, dem wir in der Hauptsache den heutigen Einblick in die verwickelten Verhältnisse zwischen Ernährung der Pflanze und Blütenbildung, zwischen vegetativem Wachstum und Fortpflanzung verdanken.

Auch nach den mannigfachen, hier nicht im einzelnen zu besprechenden Versuchen von Klebs (32, 33, 34, 36, 37) bestimmt der relative Gehalt an organischer Substanz, insbesondere »ein starkes Überwiegen der aufgespeicherten Kohlehydrate gegenüber den N-haltigen Stoffen« (36, S. 25), die Frage der Blütenbildung und den Übergang vom rein vegetativen Wachstum zur Fortpflanzung. Steigerung der Belichtung muß zu einem relativen Überwiegen der Assimilationsprodukte ebenso führen, wie Kultur in nährstoffarmem Boden, während andererseits ungenügende Belichtung vor allem bei

hohen Temperaturen infolge der unverhältnismäßigen Dissimilation eine Herabsetzung des Gehalts organischer Stoffe bewirkt und so die Möglichkeit der Blütenbildung aufhebt. So erklärt sich vor allem die schon von Sendtner (75) erkannte Gegensätzlichkeit der Bedingungen von vegetativem Wachstum der Pflanzen und Fortpflanzung, denn die »vegetative Sphäre« scheint an ein relatives Zurückdrängen der Assimilationstätigkeit, die Bedingungen der Fortpflanzung an ein Überwiegen derselben gebunden.

In den obigen Versuchen waren Getreidekörner bei verschieden hohen Temperaturen zur Keimung ausgelegt, und diese Temperaturunterschiede machten sich dann in der späteren Entwicklung der Pflanzen dahin bemerkbar, daß bei den obligat winterannuellen und einigen diesen nahestehenden sommerannuellen Formen die Blütenbildung durch den Ablauf des Keimungsprozesses bei niederen Temperaturen ausgelöst bzw. doch gefördert wurde. Ein Zusammenwirken von Licht und Temperatur brauchen wir bei der Erklärung dieser Versuche nicht zu berücksichtigen, ebensowenig die Möglichkeit einer bei verschiedenen Temperaturen verschieden schnell erfolgten Aufnahme von Nährsalzen, weil die Samen in Dunkelheit in reinem Quarzsand zur Keimung ausgelegt waren.

So offenbart sich die Auslösung der Blütenbildung bei der angewandten Versuchsanstellung als ausschließliche Funktion der Temperatur, und es mußte sich von selbst die Frage erheben, ob die Temperatur auch im vorliegenden Fall auf dem Umweg einer Verschiebung der Konzentrationsverhältnisse organischer Stoffe wirksam ist. In der Tat läßt sich nach einigen an anderer Stelle (Gaßner und Grimme, 16) bereits mitgeteilten Analysen der Keimblätter von Getreidepflanzen, die bei verschiedenen Temperaturen aufgelaufen waren, eine Steigerung des Zuckergehaltes durch Keimung bei tiefer Temperatur gegenüber Keimung bei höherer Temperatur feststellen, so daß die blütenauslösende Wirkung niederer Keimungstemperaturen mit den an anderen Pflanzen und Entwicklungsstadien gemachten Beobachtungen der Blütenbildungsbedingungen durchaus in Einklang steht. Das relative Ansteigen des Zuckergehaltes durch Keimung bei niederen

Temperaturen gegenüber einem Ablauf des Keimungsprozesses bei höheren Temperaturgraden dürfte sich in ähnlicher Weise durch eine stärkere Herabdrückung der Dissimilation (Atmung) gegenüber der weniger stark verlangsamten Bildung zuckerartiger Stoffe erklären, wie das s. Zt. von Müller-Thurgau (54, 55) für das Verhalten der Kartoffelknollen und deren Entwicklung dargelegt worden ist.

Es war nun weiter in den Versuchen des III. Abschnittes nachgewiesen, daß der Einfluß der Keimungstemperatur auf die Blütenbildung der Getreidepflanzen in weitgehendem Maße durch die späteren Kulturbedingungen modifiziert wird, daß z. B. Petkuser Winterroggen bei einer Keimungstemperatur von 5—6° in der gleichen Vegetationsperiode zum Schossen nur kommt, wenn er vor Ende April aufgelaufen ist, bei einer Keimungstemperatur von 12°, wenn die Keimung vor Mitte April, und bei einer solchen von 24°, wenn die Keimung vor Ende März beendigt war. Die Temperaturen der auf die Keimung folgenden Stadien wirken also in ähnlicher Weise auf das Auslösen der Blütenbildung wie die Keimungstemperaturen, und wir dürften nicht fehlgehen, wenn wir auch hier die durch verschiedenartige Dissimilation organischer Stoffe bedingten Verschiedenheiten für das Endergebnis verantwortlich machen. Selbstverständlich kann es sich hier nicht nur um Temperaturwirkungen handeln, vielmehr muß vor allem auch die Wirkung der Belichtung mit berücksichtigt werden, oder das Verhältnis zwischen Assimilation und Dissimilation. In welcher Weise wir uns das Zusammenwirken von Licht und Temperatur vorstellen müssen, hat bereits Krasan (41) sehr richtig erkannt, wenn er in bezug auf die von ihm gefundenen Gesetzmäßigkeiten der Blütenbildungsbedingungen ausführt, daß »in sehr vielen Fällen eine größere Intensität des Lichtes durch eine niedrigere Temperatur ersetzt wird« und fortfährt: »Höhere Temperaturgrade können aber unter besonderen Umständen ebenso leicht durch eine noch höhere Intensität des Lichtes . . . . kompensiert werden«. »Das Licht ist dem Stoffwechsel gegenüber ein Reduktionsmittel der Wärme und wirkt in seinen höheren Graden so wie eine Mäßigung oder Herabsetzung der Temperatur.« Auf dem Wege einer Verschiebung des Verhältnisses von Assimilation zu Dis-

similation finden auch die im IV. Abschnitt angeführten Versuche eine ungezwungene Erklärung, in denen die blütenauslösende Wirkung niederer Temperaturen dadurch aufgehoben wird, daß infolge ungenügender Belichtung oder Kultur in kohlensäurefreier Atmosphäre das Verhältnis Assimilation zu Dissimilation eine einseitige Änderung zugunsten der letzteren erfährt.

Bei der blütenauslösenden Wirkung tiefer Temperaturen auf winterannuelle Gewächse hätten wir es also letzten Endes mit denselben Faktoren zu tun, die vor allem von Klebs für das Auslösen der Blütenbildung zweijähriger und perennierender Gewächse, überhaupt für die Blütenbildung und Entwicklung der Pflanzen verantwortlich gemacht sind. Nun soll offen zugegeben werden, daß wir in vieler Hinsicht in das Zustandekommen der relativen Anreicherung kohlehydratartiger Stoffe noch keinen Einblick haben, und daß es zur Zeit nicht möglich ist, gewisse von Jost (29) in dieser Richtung erhobene Bedenken durch restlose Klarlegung der bisher vielfach nur indirekt erschlossenen Blütenbildungsursachen zu entkräften; andererseits aber fügen sich die im obigen erwähnten, mit der chemischen Analyse von Keimlingen winterannueller Pflanzen erhaltenen Ergebnisse der Klebsschen Hypothese so lückenlos ein, daß sie als Bausteine derselben ebenso dienen können, wie die folgenden, in der botanischen Literatur bisher wenig berücksichtigten Fälle einer Steigerung des Zuckergehaltes durch die Einwirkung niederer blütenauslösender Temperaturen. So hat Gutzeit (20) bei kalt gehaltenen Rübenpflanzen, deren Blütenbildung erfahrungsgemäß (Rimpau 60, u. a.) von der Einwirkung einer Kälteperiode abhängt, eine Steigerung des Traubenzuckergehaltes nachweisen können. Von besonderem Interesse erscheinen die folgenden Ausführungen Strohmers (79, 80) über das je nach Temperaturhöhe verschiedene »Ineinandergreifen von Atmung und Assimilation« bei der Zuckerrübe. »Aller Wahrscheinlichkeit nach, wird . . . der in der Wurzel mehrgebildete nicht zur Veratmung gelangende, reduzierende Zucker den Vegetationspunkten zugeführt und so durch einseitige Anhäufung für die Ausbildung der oberirdischen Teile in diesen eine Beschleunigung von Stengel- und Blütenbildung herbeigeführt.« Das prinzipiell Wichtige der Strohmerschen

Feststellungen scheint mir darin zu liegen, daß die Wirksamkeit verschiedener Zuckerarten auf die Blütenauslösung sichtlich verschieden ist.

Die Feststellung, daß niedere Temperaturen auf dem Umwege einer Steigerung des Gehaltes an organischen Stoffen, insbesondere Zucker, das Auslösen der Blütenbildung bewirken, ist nun auch noch von einem anderen Gesichtspunkt aus von besonderem Interesse. Die im obigen erwähnten chemischen Analysen verschiedener und bei verschiedenen Temperaturen gekeimter Getreidepflanzen hatten bereits an anderer Stelle (Gaßner und Grimme 16) eine andersartige Verwendung gefunden. Im Anschluß an die Arbeiten von Lidforss (44) und Maximow (46) über die Bedeutung des Zuckers als Schutzstoff der pflanzlichen Zelle gegen Kälte war gezeigt, daß der höheren Frosthärte winterannueller Formen gegenüber der geringeren Widerstandsfähigkeit sommerannueller auch ein höherer Zuckergehalt der ersteren entspricht, und daß weiter der höheren Frosthärte bei niederen Temperaturen herangezogener Getreidepflanzen gegenüber Pflanzen derselben Sorte, die bei höheren Temperaturen gehalten waren, ebenfalls ein Ansteigen des Zuckergehaltes parallel geht. Dementsprechend war der Zuckergehalt als Maßstab der Frosthärte verwendet. Es sei hier hinzugefügt, daß eine neuere in Gemeinschaft mit Herrn Dr. K. Kobert-Dessau durchgeführte und bisher nicht veröffentliche Versuchsreihe mit 6 in etwas verschiedener Weise frostharten Winterroggensorten ebenfalls eine ganz auffallende Übereinstimmung zwischen Frosthärte und Zuckergehalt ergab, was ebenfalls für die Bedeutung des Zuckers als Schutzstoff im Lidforssschen Sinne spricht.

Ohne hier weiter auf das Problem des Kältetodes der pflanzlichen Zelle einzugehen, sei nunmehr folgendes ausgeführt: Tatsache ist, daß die Kultur winterannueller Pflanzen bei tiefen Temperaturen eine Steigerung der Frosthärte zur Folge hat, Tatsache ist, daß sie die Auslösung der Blütenbildung bedingt; Tatsache ist weiter, daß der Aufenthalt bei tiefen Temperaturen ein Ansteigen des Zuckergehaltes bewirkt. Angenommen werden kann, daß einerseits die Frosthärte mit dem Zuckergehalt in ursächlichem Zusammenhang steht und

daß andererseits die Auslösung der Blütenbildung von dem Zuckergehalt abhängt. Tatsache ist nun weiter, daß Frosthärte und die für die Blütenauslösung wichtigen »Kältebedürfnisse« korrelativ verbundene Eigenschaften darstellen. Daher ist es eine naheliegende Folgerung, diese korrelativ verbundenen Eigenschaften Frosthärte und Kältebedürfnisse in einen ursächlichem Zusammenhang zu bringen, derart, daß niedere Temperaturen auf dem Umweg einer Verschiebung der Konzentration organischer Stoffe, insbesondere Zuckerarten, einerseits die Frosthärte und zweitens die Blütenbildung winterannueller Gewächse bestimmend beeinflussen.

Im Zusammenhang mit dieser Schlußfolgerung sei nun noch auf bestimmte Feststellungen verwiesen, die wir in erster Linie wiederum Krasan (41) verdanken. Krasan hat, wie schon oben erwähnt, in großer Anzahl Beispiele zusammengetragen, aus denen hervorgeht, daß zur Bildung der Blüten bei vielen Pflanzen eine geringere Wärmemenge benötigt wird als für den Ablauf der vegetativen Sphäre, die an höhere Wärmebedürfnisse gebunden scheint, und er erwähnt nun, allerdings ohne auf einen inneren Zusammenhang hinzuweisen, eine Reihe von Beobachtungen, z. B. an Centaurea Jacea, nach denen die blütenbildenden Teile kälteresistenter sind als z. B. die vegetativen Blätter. Aus seinem Satz, »daß bei vielen Pflanzen die Blüten nicht bloß die Kälte besser vertragen können als Stengel und Blätter, sondern daß sie auch befähigt sind, sich bei niedrigeren Temperaturen zu entwickeln als diese«, folgt ebenfalls das Bestehen korrelativer Beziehungen zwischen Forsthärte und Kältebedürfnissen, wenn auch Verschiedenheiten im einzelnen einen unmittelbaren Vergleich der Krasanschen Beobachtungen mit den obigen nicht gestatten. Immerhin schien es mir angebracht, auf die prinzipielle Bedeutung der ersichtlich vielfach bestehenden korrelativen Beziehungen zwischen Auslösung der Blütenbildung und Frosthärte hinzuweisen, weil eine solche Gesetzmäßigkeit für beide Probleme, die Frage des Kältetodes und die Frage der Blütenbildung, gleich wichtig scheint, und die Lösung eines Problems in bestimmten Fällen auch den Schlüssel für das andere enthalten dürfte.

IX. Die Vegetationsdauer als Eigenschaft annueller Gewächse.

Es ist in der Einleitung ausgeführt, daß sich in der Beurteilung derjenigen Unterschiede, welche den sog. sommer- oder winterannuellen Charakter einer Pflanze bedingen, zwei Auffassungen gegenüberstehen, von denen die ältere und auch heute noch meist verbreitete diese Unterschiede in der Vegetationsdauer, die neuere, vor allem von dem Verf. vertretene, dagegen in klimatologischen Anpassungen eigener Art erblickt, deren Zusammenwirken mit den »natürlicher« Weise herrschenden klimatischen Bedingungen die Vegetationsdauer als nur scheinbares Merkmal hervortreten läßt.

Zunächst sei an der Hand der im III. Abschnitt mitgeteilten Versuchsergebnisse, die mit den z. Zt. in Südamerika erhaltenen Ergebnissen (Gaßner, 14) in ausgezeichnetem Einklang stehen, von neuem gezeigt, daß die Vegetationsdauer kein eigentliches Merkmal annuellen Charakters abgibt, wie wir sie immer wieder so auch bei Möbius (50, 51) bewertet finden. Gehen wir zunächst von dem Verhalten der oben untersuchten Roggensorten aus, so ist selbstverständlich zuzugeben, daß der Winterroggen unter natürlichen Verhältnissen eine ungleich längere Vegetationsdauer aufweist als der Sommerroggen, etwa 10 Monate gegenüber 4 Monaten des letzteren. Wird Winterroggen anormaler Weise im Frühjahr zur Keimung gebracht, so blüht er bis zum Herbst im allgemeinen nicht. Hieraus darf nun jedoch, wie die Versuche zeigen, nicht der Schluß gezogen werden, daß der Sommer für die »natürliche« lange Vegetationsdauer des Winterroggens zu kurz ist; vielmehr läßt sich Winterroggen auch bei Frühjahrsaussaat innerhalb weniger Monate zum durchaus normalen Abschluß der Entwicklung bringen, wenn nur durch geeignete Versuchsanstellung den vorhandenen Kältebedürfnissen dieses Roggens Rechnung getragen wird. Die im III. Abschnitt mitgeteilten Versuche zeigen, daß Winter- und Sommerroggen im zeitigen Frühjahr nebeneinander bei einer Keimungstemperatur von 1—2° zum Auflaufen gebracht und dann im Freien weiterkultiviert, fast bis auf Stunden genau gleiche Vegetationsdauer aufweisen und nach gleichzeitiger Keimung und Bestockung

auch gleichzeitig blühen und reifen. Genau das gleiche Ergebnis brachten die Versuche mit Winter- und Sommergerste, wie auch die verschiedenen Weizensorten bei einer Keimungstemperatur von 1—2° und einem Auflaufen der Pflanzen Anfang März eine auffallend gleichmäßige Entwicklungsgeschwindigkeit und Vegetationsdauer zeigen und die unter natürlichen Verhältnissen zu beobachtenden außerordentlichen Differenzen der letzteren ganz oder doch fast ganz vermissen lassen.

Aus diesen Versuchen folgt nochmals in eindeutigster Weise, daß die Vegetationsdauer und zwar weder die absolute noch die relative kein eigentliches Merkmal sommer- oder winterannuellen Charakters abgibt. Vielmehr müssen wir auf Grund der obigen Versuche feststellen, daß obligat winterannuelle Pflanzen solche sind, die einerseits zur Auslösung der Blütenbildung der vorhergehenden Einwirkung tiefer Temperaturen bedürfen, und die andererseits gegen die Einwirkung der niederen winterlichen Temperaturen relativ widerstandsfähig sind; sommerannuelle Pflanzen dagegen sind solche, deren Blütenbildung nicht oder nur in beschränktem Maße an das Durchlaufen einer Kälteperiode gebunden ist, und deren Widerstandsfähigkeit gegen niedere Temperaturen eine im Vergleich zu den winterannuellen geringe ist. Da unter »natürlichen« Verhältnissen eine Erfüllung der Kältebedürfnisse der winterannuellen Gewächse nur bei Aussaat im Herbst möglich ist, Frühjahrskeimung also ausgeschlossen scheint, und da weiter eine Herbstkeimung der sommerannuellen sich durch deren geringe Frosthärte verbietet, so müssen unter den bei uns herrschenden klimatischen Verhältnissen winterannuelle Pflanzen durch eine ungleich längere »natürliche« Vegetationsdauer ausgezeichnet sein als sommerannuelle. Nebenbei erwähnt sei, daß den verschiedenen natürlichen Aussaatzeiten beider Gruppen auch entsprechende Verschiedenheiten in der Geschwindigkeit der Nachreifeprozesse der Samen parallel gehen, derart, daß die Samen winterannueller Getreidearten ungleich schneller zur vollen Keimreife gelangen als diejenigen sommerannueller; jedoch kann auf diese auch an den obigen Sorten experimentell geprüften Verschiedenheiten hier nicht näher eingegangen werden.

Wenn wir die Wertschätzung der Vegetationsdauer als pflanzlicher Eigenschaft vom historischen Standpunkt aus betrachten, so können wir eine rückläufige Tendenz feststellen. Die Linnéschen Zeiten, in denen der winter- und sommerannuelle Charakter noch als Speziesmerkmal Verwendung fand, sind vorüber, und es berührt eigenartig, wenn z. B. noch 1824 Metzger (48) immer wieder zu beweisen sucht und betont, daß »die Vegetationszeit . . . kein Unterscheidungsmerkmal für die Arten liefert«. Heute gibt die Vegetationsdauer nur noch das übliche Einteilungsmittel der verschiedenen Typen hapaxanthischer Gewächse ab, und spielen früh- und spätreifende Sorten eine Rolle in der Pflanzenzucht.

In allen diesen Fällen müssen wir nun aber, wie die an winter- und sommerannuellen Pflanzen durchgeführten Versuche zeigen, darüber klar sein, daß die Vegetationsdauer als solche kein eigentliches Merkmal darstellt, sondern nur die Reaktionsweise der inneren spezifischen Organisation auf die jeweiligen äußeren Verhältnisse ist, und daß unter anderen Verhältnissen auch eine andere Vegetationsdauer und -form resultiert. Bekannt ist ja, daß Pflanzen in einem Klima sommerannuell, in einem anderen winterannuell sind; aber auch der Unterschied zwischen ein- und zweijährigen Pflanzen braucht, wie auch aus den Versuchen des V. Abschnittes hervorgeht, durchaus nicht in verschiedenartigen Ansprüchen an die Lebensdauer zu bestehen. Denn »zweijährige« Pflanzen lassen sich bei geeigneter Versuchsanstellung, insbesondere Erfüllung der ihnen eigentümlichen Kältebedürfnisse, ebenfalls innerhalb einer Vegetationsperiode zu durchaus normaler Entwicklung bringen, während es andererseits, wie schon aus den älteren Beobachtungen von Klebs (32, 33, 34) hervorgeht, ebensogut möglich ist, durch Ausschaltung der winterlichen »Ruheperiode« ihre Lebensdauer um Jahre zu verlängern. Die Vegetationsdauer ist also auch hier nicht das Primäre, sondern die Reaktionsweise des Organismus auf die normalen (»natürlichen«) Vegetationsbedingungen.

Die vorstehenden Ausführungen verfolgen nun nicht den Zweck, die übliche und von verschiedenen Gesichtspunkten aus notwendige und praktische Einteilung der hapaxanthischen Pflan-

zen nach ihrer Lebensdauer aus der Welt zu schaffen; sie sollen nur die Aufmerksamkeit darauf lenken, daß dieser Einteilung nicht eigentliche Eigenschaften der Pflanze zugrunde liegen, sondern ein Produkt aus anderen Eigenschaften und den jeweiligen von uns als normal oder natürlich bezeichneten Vegetationsbedingungen. Klarheit in dieser Richtung erscheint aus verschiedenen Gründen wünschenswert.

Physiologische Eigenschaften bilden in steigendem Maße den Gegenstand vererbungstheoretischer Untersuchungen, und so ist auch die Vegetationsdauer der Gegenstand solcher Untersuchungen in mannigfacher Weise geworden. So faßt z. B. Tschermak (83), dessen Ansicht vom Wert der Vegetationsdauer als pflanzlichen Merkmales bereits oben wiedergegeben ist (Tschermak, 82), das Verhalten der verschiedenen winter- und sommerannuellen Formen bei Kreuzungsversuchen folgendermaßen zusammen: »Beim Weizen zeigt im Gegensatz zum Roggen, wo der Sommertypus gegenüber dem Wintertypus dominiert oder prävaliert, der Wintertypus deutlich höhere Wertigkeit als der Sommertypus,« und »bei der Gerste scheint ähnlich wie beim Roggen — im Gegensatz zum Weizen — der Sommertypus über den Wintertypus zu prävalieren,« wobei also unter Wintertypus die »relativ lange«, unter Sommertypus die »relativ kurze« Vegetationsperiode verstanden wird.

Bei dieser Definition der Vegetationsdauer als pflanzlicher Eigenschaft lassen sich aber exakte Ergebnisse von Kreuzungsversuchen nicht erwarten; die Frage z. B., ob und wann das Kreuzungsprodukt Winterroggen × Sommerroggen bei Aussaat im Frühjahr noch in der gleichen Vegetationsperiode zur Blütenbildung kommt, hängt in ebenso hohem Maße von den inneren Eigentümlichkeiten des Kreuzungsproduktes, wie aber von den äußeren Verhältnissen, vor allem Datum der Saat und Witterungsverhältnissen der ersten Vegetationswochen ab. Bei warmem Frühjahr oder später Saat wird unter der Voraussetzung, daß das Kreuzungsprodukt Mittelstellung zwischen den Eltern einnimmt, in der späteren Entwicklung dann scheinbar der Wintertypus, bei kaltem Frühjahr und zeitiger Aussaat der Sommertypus prävalieren, gemäß der verschiedenartigen Erfüllung der spezifischen Kältebedürfnisse des Kreuzungs-

produktes. Die mit der bisherigen Technik einer beliebigen Frühjahrssaat durchgeführten Versuche können also unmöglich zu einwandfreien Ergebnissen geführt haben, genau so wenig wie Untersuchungen über die Vererbung der Blütenfarbe zu eindeutigen Ergebnissen führen können, wenn die Blütenfarbe vom Verlauf der Temperaturverhältnisse und sonstigen Kulturbedingungen abhängt, diese aber nicht berücksichtigt werden. Und wenn in bestimmten Untersuchungen über die Vererbung der Vegetationsdauer als Rassenmerkmal praktisch brauchbare Ergebnisse erzielt wurden, so widerspricht das durchaus nicht den eben gemachten Ausführungen; denn es können für bestimmte Objekte bei sachgemäßer und möglichst gleichmäßig gewählter Saatzeit die alljährlich vorkommenden Schwankungen der Vegetationsbedingungen in den Hintergrund treten. Wechsel der Anbauverhältnisse und Wiederholung der Versuche unter abweichenden klimatischen Verhältnissen kann aber sofort zu abweichenden Befunden führen.

Das gleiche gilt auch für diejenigen Untersuchungen, in denen die Vegetationsdauer als Merkmal zu anderen Eigenschaften in korrelative Beziehungen gebracht ist; so stellt z. B. Schindler (67, 68) derartige Beziehungen für den Weizen auf. Auch hier enthält die Vegetationsdauer als stillschweigende Voraussetzung die Annahme bestimmter klimatischer Verhältnisse in sich. Der physiologische Zusammenhang derartiger korrelativer Beziehungen ist im übrigen noch völlig unklar, jedoch scheint auch hier die Erkenntnis, daß die Vegetationsdauer kein eigentliches Merkmal darstellt, in bestimmter Hinsicht einen Einblick zu gestatten. In diesem Sinne erwähne ich die Möglichkeit eines ursächlichen Zusammenhanges der korrelativen Beziehung Vegetationsdauer—Frosthärte. Nach den Versuchen des III. Abschnittes sind Sorten hoher Kältebedürfnisse unter »normalen« Verhältnissen Sorten langer Vegetationsdauer; nach den Versuchen des VI. Abschnittes sind sie gleichzeitig Sorten hoher Frosthärte. Da nun anscheinend (vgl. Abschnitt VII) die Eigenschaften Kältebedürfnisse—Frosthärte mit gleichen Ursachen im Zusammenhang stehen, so läßt sich die Korrelation Vegetationsdauer—Frosthärte mittels der Beziehung Kältebedürfnisse—Frosthärte in ursächlichen Zusammenhang bringen.

Vor einer Reihe von Jahren hatten bestimmte Feststellungen von Schübeler (70, 71, 72, 73) die Frage der Vegetationsdauer und ihrer Vererbung vorübergehend in den Vordergrund des Interesses gerückt. Nach Schübeler verkürzt Getreide aus südlicheren Gegenden seine Vegetationsperiode bei einem Anbau in nördlichen Breiten und behält nun diese verkürzte Vegetationszeit bei, wenn es wieder in südlichen Gegenden angebaut wird; das gleiche gilt für Getreide, das in Skandinavien aus dem Tiefland ins Gebirge und von da wieder in das Tiefland zurückversetzt wird. Diese Angaben Schübelers hatten s. Zt. berechtigtes Aufsehen erregt; aber schon die Versuche von Krutzsch (42), in gleicher Weise die von Wittmack (89) sprechen vollkommen gegen die Schübelerschen Anschauungen; weitere sehr triftige Gründe gegen die Richtigkeit der Schübelerschen »Naturgesetze« (73) hat dann vor allem Wille (88) zusammengetragen, so daß wir die Frage heute endgültig in dem Sinne entschieden ansehen können, daß von einer Vererbung der unzweifelhaft im nordischen Klima zu beobachtenden sehr kurzen Vegetationsdauer (vgl. z. B. Grisebach, 19) keine Rede sein kann. Nach den obigen Ausführungen über die richtige Bewertung der Vegetationsdauer als pflanzlicher Eigenschaft konnte kein anderes Ergebnis erwartet werden; es ist ein Unding, die unter verschiedenen klimatischen Verhältnissen ganz selbstverständlichen Unterschiede der Vegetationsdauer als spezifisches Rassenmerkmal verwenden zu wollen.

Genau so vorsichtig müssen wir natürlich auch bei einem Vergleich der unter verschiedenen klimatischen Bedingungen herangewachsenen zweijährigen Gewächse und bei der Beurteilung von Versuchen sein, in denen der zweijährige Charakter als vererbbare Eigenschaft den Gegenstand der Untersuchung bildete. Derartige Versuche liegen von Correns (5) für Hyoscyamus niger vor. Auch hier kann fraglich erscheinen, inwieweit eine im Frühjahr vorgenommene Aussaat des Bastardes der ein- und zweijährigen Form in den beobachteten Unterschieden der Vegetationsdauer die wirklichen Merkmale anzeigt. Auf Grund zweier Aussaaten, die ich Mitte März bzw. Ende April 1914 mit der zweijährigen Form von Hyoscyamus niger vornahm, läßt sich sagen, daß die Saatzeit in außerordentlichem Maße

das als Vegetationsdauer erkennbare Ergebnis beeinflußt; denn die Mitte März gesäten Pflanzen blühten größtenteils während des Juli, während die Ende April gesäten im Sommer nicht zur Blüte kamen. Ein ähnliches Verhalten und damit ein je nach Saatzeit verschiedenes »Prävalieren« des einjährigen oder zweijährigen Charakters dürfen wir wohl auch für den Bastard annehmen, und darum werden wir auch bei der Beurteilung der Vererbung der »Zweijährigkeit« dem Umstand Rechnung tragen müssen, daß die Vegetationsdauer nicht das eigentliche Merkmal darstellt.

X. Über Entwicklungsrhythmik annueller Gewächse.

In der gleichen Weise, in der wir von einer Entwicklungsrhythmik unserer Sträucher und Bäume sprechen, die jahraus, jahrein in bestimmtem Wechsel treiben, blühen, fruchten und ruhen, können wir auch in der regelmäßigen, Jahr für Jahr in der gleichen Weise sich abspielenden Entwicklung der annuellen Gewächse rhythmische Lebensvorgange erblicken. An den mit Ausnahme der ephemeren Arten meist in einer bestimmten Jahreszeit sich abspielenden Keimvorgang schließt sich die Phase der vegetativen Entwicklung, die bei bestimmten Formen unmittelbar, bei anderen erst nach einer winterlichen Unterbrechung und darauffolgendem neuen vegetativen Wachstum durch die Phase der Blüten- und Fruchtbildung abgelöst wird. Diese ganze Entwicklung vollzieht sich im Freien stets in derselben gleichmäßigen Weise, so daß sie der Ausdruck eines in der Natur der betr. Gewächse liegenden inneren Rhythmus zu sein scheint.

Damit kommen wir zu einem Problem, das gerade in den letzten Jahren der Gegenstand eingehender Forschungen und Betrachtungen geworden ist, und in dem sich heute mehr denn je die Meinungen schroff gegenüberstehen. Die Namen Klebs (38 u. a. O.) und Kniep (39) kennzeichnen die gegensätzlichen Standpunkte und den gegenwärtigen Stand der Frage.

Nach dem letzteren, dessen Standpunkt gleichzeitig derjenige der Mehrzahl der heutigen Physiologen ist, gibt es eine innere, vererbbare Periodizität der Gewächse, die wir mit Pfeffer

(56) als autonome oder autogene Tätigkeit der Pflanze bezeichnen können; die Winterruhe und das Austreiben der Bäume geben ein bekanntes Beispiel einer solchen vererbbaren »autonomen« Rhythmik ab.

Demgegenüber vertritt Klebs (34, 35, 36, 38 u. a. O.) die Auffassung, daß es eine solche Rhythmik nicht gibt, daß vielmehr das vererbbare Merkmal die uns als solche unbekannte »spezifische Struktur« des Plasmas ist; diese »spezifische Struktur« allein, d. h. die an das Protoplasma gebundenen spezifischen Fähigkeiten oder Potenzen bedingen nicht aus sich heraus das Auftreten rhythmischer Lebensprozesse. Vielmehr gehören dazu außerdem die entsprechenden »inneren« und »äußeren« Bedingungen. »Das wesentliche Kennzeichen der inneren Bedingungen ist ihre von der Außenwelt abhängige Veränderlichkeit innerhalb des durch die spezifische Struktur gegebenen Rahmens« (Klebs, 36, S. 8). Diese »inneren Bedingungen« stellen also den jeweiligen Zustand des Organismus dar, auf den nunmehr die neu hinzutretenden »äußeren Bedingungen« einwirken. So resultiert als äußere uns sichtbare Erscheinung das, was wir als Rhythmik oder Periodizität bezeichnen; nicht eine autonome Rhythmik wird nach Klebs vererbt, sondern eine »spezifische Struktur« des Plasmas, die im Verein mit den »inneren« und »äußeren« Bedingungen die alljährlich zu beobachtende Rhythmik hervorbringt.

Es ist hier nicht der Ort, eine eingehende Darlegung der wichtigen Klebsschen Arbeiten zu geben, in denen dieser die Richtigkeit seiner Auffassung darzulegen sucht; auch seine Gegner müssen sein Bestreben anerkennen, auf Grund experimenteller Feststellungen ein kausales Verständnis der in Frage stehenden Probleme anzubahnen, folgen ihm jedoch nicht in der Deutung seiner Versuchsergebnisse. Nur Lakon (43) hat auf Grund der Klebsschen Versuche und eigener Beobachtungen entschieden für Klebs Partei ergriffen.

Was nun das Verhalten der annuellen Gewächse anbetrifft, können wir auch hier fragen, ob das alljährlich zu beobachtende verschiedenartige Verhalten sommer- und winterannueller Formen und deren spezifische Entwicklungsrhythmik eine autonome Erscheinung im Sinne Knieps ist, oder aber, ob sie

nach der Klebsschen Ausdrucksweise durch das Zusammenwirken der uns unbekannten spezifischen Struktur mit den »inneren« und »äußeren« Bedingungen zustande kommt.

Zunächst ist zu wiederholen, daß das, was in der üblichen Ausdrucksweise den winter- oder sommerannuellen Charakter ausmacht, nämlich die unter natürlichen Verhältnissen zu beobachtende Lebensdauer, keine von äußeren Verhältnissen unabhängige und vererbbare Eigentümlichkeit darstellt; denn es konnte gezeigt werden, daß diese Lebensdauer selbst nur durch das Zusammenwirken bestimmter innerer Eigentümlichkeiten und der äußeren »natürlichen« Verhältnisse zustande kommt: Winter- und sommerannuelle Pflanzen haben bei andersartigen klimatischen Verhältnissen ganz andersartige Lebensdauer, und wir können diese Lebensdauer experimentell so weitgehend variieren, daß die in der Natur zu beobachtenden Unterschiede völlig fortfallen.

Wir können also unmöglich von der Vererbung einer spezifischen »autonomen« Lebensdauer annueller Pflanzen sprechen, auch nicht von einer rhythmischen winterlichen Ruheperiode winterannueller Formen, da diese experimentell leicht ausgeschaltet werden kann; wir können allenfalls diejenigen Eigenschaften, welche im Zusammenwirken mit den klimatischen Verhältnissen die »natürliche« Vegetationsdauer bestimmen, als vererbbare Eigentümlichkeit auffassen. Es sind das neben charakteristischen Nachreifeerscheinungen der Samen, auf die hier nicht näher eingegangen sei, die spezifischen Kältebedürfnisse und die spezifische Frosthärte der annuellen Gewächse.

Aber auch hier ergeben sich bei einem näheren Eindringen Schwierigkeiten. Eine spezifische Frosthärte eines Organismus gibt es nicht. Die Erfahrung zeigt zunächst, daß die gleiche Pflanze in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien verschieden frosthart ist; die Beobachtungen von Göppert (18), Fr. Haberlandt (23), Schaffnit (65), Rein (59) u. a., die ich durch eigene Versuche (Gaßner und Grimme, 16) bestätigen konnte, ergeben weiter, daß auch Pflanzen gleicher Entwicklungsstadien je nach den vorher herrschenden Bedingungen verschieden kälteresistent sind. Dementsprechend können wir nicht von der Vererbung einer absoluten autonomen Frosthärte sprechen, sondern nur von der Vererbung eines spezifischen Vermögens, unter bestimmten

äußeren Verhältnissen eine mehr oder minder große Widerstandsfähigkeit gegen tiefe Temperaturen zu erzeugen.

Ähnlich steht es mit den Kältebedürfnissen. Es ist im obigen ausgeführt, daß die Auslösung des Blühens winterannueller Gräser an die Einwirkung tiefer Temperaturen gebunden ist, daß sich jedoch zunächst schon Unterschiede dahin bemerkbar machen, daß in verschiedenem Alter der Pflanzen verschieden tiefe Temperaturgrade zur Anwendung gebracht werden müssen. Aber auch bei gleich alten Pflanzen wirken dieselben niederen Temperaturen je nach den weiteren äußeren Verhältnissen verschieden ein; Temperaturen, die im Licht und in kohlensäurehaltiger Luft blütenauslösend wirken, tun dies nicht mehr bei mangelhafter Beleuchtung und Fehlen der Kohlensäure. Wir können also die Kältebedürfnisse ebenfalls nicht als autonome vererbbare Eigenschaft ansprechen, sondern nur sagen, daß es in der Natur winterannueller Pflanzen liegt, auf bestimmte äußere Verhältnisse so zu reagieren, daß ihre Blütenbildung an diese oder jene tiefe Temperatur gebunden scheint.

Damit kommen wir zu einer Beurteilung der Vererbung pflanzlicher Eigenschaften, wie wir sie in gleicher Weise von E. Baur (4) ausgesprochen finden. Baur erwähnt als Schulbeispiel das Verhalten von Primula sinensis rubra und Primula sinensis alba, die sich unter »natürlichen« Verhältnissen durch die Blütenfarbe unterscheiden. Diese natürlichen Verhältnisse bestehen für beide in Temperaturverhältnissen von 15—20°; bei hohen Temperaturen (30°) sind keine Unterschiede der Blütenfarbe zu beobachten, da Primula sinensis rubra dann ebenfalls weiß blüht. »Wir dürfen deshalb nicht sagen, daß die »rote Blütenfarbe« dieser roten Primula vererbt wurde, denn die unter gewissen Kulturbedingungen gezogenen Kinder blühen ja weiß; was diese Primel vererbt, ist vielmehr eine ganz bestimmte typische Art und Weise der Reaktion auf Temperatureinflüsse, d. h. vererbt wird die Fähigkeit, bei 20° rote, bei 30° weiße Blüten zu bilden« (Baur, 4 S. 8/9). »Vererbt wird immer nur eine bestimmte spezifische Art der Reaktion auf die Außenbedingung, und was wir als äußere Eigenschaften mit unseren Sinnen wahrnehmen, ist nur das Resultat dieser Reaktion auf die zufällige Konstellation von Außenbedin-

gungen, unter denen das untersuchte Individuum sich gerade entwickelt hat.«

Diesen in so präziser Weise von Baur ausgesprochenen Standpunkt müssen wir m. E. bei der ganzen Beurteilung des Problems der Rhythmik und der Vererbung periodischer Erscheinungen in den Vordergrund stellen; er ist in etwas anderer Form dasselbe, was Klebs (34, 35, 36, 38) mit seiner Dreiteilung: spezifische Struktur, innere und äußere Bedingungen zum Ausdruck gebracht hat. Denn die »inneren Bedingungen« sind letzten Endes nichts anderes als die Wirkung aller vorher einwirkenden äußeren Faktoren auf die »spezifische Struktur« (Klebs) oder die »spezifische Reaktionsweise« (Baur) des Plasmas. So haben wir also im Grunde auch bei Klebs nur eine Zweiteilung: spezifische Struktur und äußere Faktoren; durch die »inneren Bedingungen« wird zum Ausdruck gebracht, daß neu hinzutretende äußere Faktoren nicht nur direkt auf die »spezifische Struktur« des Plasma, sondern auf einen Organismus treffen, der in seinen »inneren Bedingungen« bereits ein Produkt der spezifischen Struktur und der früheren äußeren Faktoren darstellt.

Wenn wir die Vererbung pflanzlicher Eigenschaften unter diesem Gesichtspunkt betrachten, daß nicht eine Eigenschaft als solche vererbt wird, sondern nur eine spezifische Reaktionsweise des Organismus auf Außenbedingungen, so verliert auch die strittige Vererbung einer Periodizität als pflanzlicher Eigenschaft die Sonderstellung, die sie heutigen Tages einnimmt. Es geht bei der ganzen Frage nicht mehr darum, ob es eine autonome vererbbare Periodizität gibt oder nicht, sondern zunächst darum, ob Eigenschaften als solche vererbt werden oder nur die spezifische Fähigkeit des Organismus, unter diesen oder jenen, »natürlichen« oder »unnatürlichen« Außenbedingungen mit der Ausbildung dieser oder jener, »natürlichen« oder »unnatürlichen« Eigenschaft zu reagieren. Ist diese Frage in dem Sinne entschieden, daß nicht die Eigenschaft an sich, sondern die Reaktionsweise des Organismus das vererbbare Merkmal darstellt, so ist damit gesagt, daß nicht die Periodizität an sich vererbt wird, sondern die spezifische Reaktionsweise des Organis-

mus und seine Fähigkeit, auf die jeweiligen »natürlichen« Außenbedingungen mit einer bestimmten »natürlichen« Periodizität zu reagieren. Änderungen der Außenbedingungen müssen Änderungen der Periodizität mit sich bringen, wie das im obigen an den annuellen Gewächsen, auch an dem Verhalten einiger zweijährigen Gewächse gezeigt ist, und wie Klebs das in technisch so vollendeter Weise für die Entwicklung vieler anderer Pflanzen festgestellt hat.

Mit dieser Auffassung vom Wesen bisher als autonom geltender Vorgänge ist natürlich eine Revision des Begriffs der Autonomie geboten. Der Begriff der Autonomie wird heute in verschiedenem Sinne gebraucht; wir bezeichnen einmal in Anlehnung an die ursprüngliche Fassung des Autonomiebegriffs (Pfeffer, 56, S. 161) solche Vorgänge als autonome, die sich unter völlig gleichen Außenbedingungen vollziehen, die also nicht durch Änderung der Außenfaktoren und Hinzutreten eines Reizes induziert sind. »Ein Kriterium für die Autonomie einer Lebenstätigkeit im Sinne Pfeffers gewinnen wir, wenn wir feststellen, daß sie unter bestimmten, völlig konstanten Außenbedingungen vor sich geht« (Kniep, 39, S. 11). Wir finden aber auch Vorgänge unter verschiedenen Außenbedingungen als autonom bezeichnet, um die Unabhängigkeit von den Außenbedingungen zum Ausdruck zu bringen, so z. B. wenn wir in der Ausdrucksweise Knieps (39, S. 1) die Rhythmik der Pflanze als »eine innere, in der pflanzlichen Organisation gegebene (autonome) Erscheinung« ansprechen.

Für alle diese Begriffe gilt, daß es eine absolute Autonomie nicht gibt, daß erst das Vorliegen bestimmter, sei es gegenwärtiger, sei es früher wirksamer Außenbedingungen die uns autonom erscheinenden Vorgänge bedingt. Das geht ja auch schon aus den Ausführungen Knieps hervor, wenn er Klebs gegenüber die Anwendung des Pfefferschen Autonomiebegriffes verteidigt, diesen aber gleichzeitig mit Pfeffer nicht so verstanden wissen will, »als gingen erstere (d. h. die autonomen Vorgänge) unabhängig von der Außenwelt vor sich und könnten durch die Außenfaktoren nicht modifiziert werden«. Damit ist tatsächlich der in den Bezeichnungen autonom und aitionom liegende Gegensatz hinfällig geworden, worauf auch Klebs

(38, S. 400) neuerdings wieder mit Nachdruck hinweist: »Der Begriff der Autonomie, wie er in der Botanik noch heute verwendet wird, ist widerspruchsvoll und zweideutig.« Was an der Pflanze wirklich autonom und dementsprechend vererbbar ist, ist die »spezifische Reaktionsweise auf Außenbedingungen« (Baur) oder die »spezifische Struktur« (Klebs); darüber hinaus gibt es keine Autonomie in des Wortes strenger Bedeutung, denn jede Eigenschaft eines Organismus ist in ihrer Entwicklung von äußeren Faktoren abhängig, sei es, daß diese Faktoren sich nur in einer schwachen quantitativen Verschiebung, sei es, daß sie sich in einer völligen Änderung oder Unterdrückung der Eigenschaften zum Ausdruck bringen. Ob diese Abhängigkeit eine starke oder schwache ist, ob sie sich unmittelbar oder mittelbar vollzieht, ob »natürliche« oder »künstliche« Faktoren das Ergebnis bestimmen, ist prinzipiell völlig gleichgültig: eine absolute Autonomie von Eigenschaften gibt es nicht; die Periodizität aber zählt zu den pflanzlichen Eigenschaften.

So sind wir unzweifelhaft gezwungen, die Übertragung des Autonomiebegriffes auf pflanzliche Eigenschaften und Vorgänge entweder ganz einzustellen oder doch so scharf zu umschreiben, daß er nicht mehr das zum Ausdruck bringt, was eigentlich in der Bezeichnung liegt. Vor allem wird es notwendig sein, den Autonomiebegriff in keiner Weise mehr mit der Vererbung in Verbindung zu bringen und nicht mehr von vererbbaren autonomen Eigenschaften oder Vorgängen zu sprechen. Wenn es sich aber darum handelt, bei physiologischen Vorgängen in willkürlicher Benennung zum Ausdruck zu bringen, daß bestimmte Vorgänge durch Hinzutreten eines Reizes, andere dagegen bei Konstanz der Außenbedingungen anscheinend »von innen heraus« sich entwickeln, so könnten wir hierfür schließlich die Bezeichnungen aitionom und autonom beibehalten, wobei das Wort »autonom« uns aber nicht sagt, daß die betr. Vorgänge von äußeren Verhältnissen unabhängig sind, sondern nur, daß vorübergehend geschaffene konstante äußere Verhältnisse bestimmter Art für das Eintreten der Reaktion genügen und daß uns ein Einblick in das Zusammenwirken von Reaktionsweise des Organismus und Außenwelt, insbesondere den früher wirksamen inkonstanten Faktoren, noch fehlt. Folge-

richtiger allerdings erscheint es mir, auch in diesem Fall »autonome, allerdings durch Außenbedingungen in hohem Grade beeinflußbare« Erscheinungen (Kniep, 39, S. 17) nicht mehr als autonome zu bezeichnen, sondern eine Bezeichnung einzuführen, die zu Mißverständnissen nicht Anlaß geben kann. Da in den bisherigen »autonomen« Vorgängen der Zusammenhang zwischen Reaktionsweise des Organismus und Außenbedingungen im Verborgenen liegt, schlage ich vor, diese Vorgänge als kryptonome zu bezeichnen. Diese kryptonomen Vorgänge stellen keinen Gegensatz zu den aitionomen dar, denn sie können versteckt-aitionome, indirekt-aitionome oder post-aitionome Vorgänge, also solche sein, bei denen eine vor langer Zeit induzierte Wirkung unter späteren konstanten Bedingungen zum Ausdruck kommt; hierbei wären auch die auf die Vorfahren, insbesondere aber die während der Samenentwicklung einwirkenden Faktoren in besonderer Weise zu berücksichtigen. Die Notwendigkeit konstanter Samenentwicklungsbedingungen für die Beurteilung kryptonomer (»autonomer«) Erscheinungen wird ja auch von den Anhängern des Autonomiebegriffs, z. B. Kniep, betont, ohne daß daraus jedoch die Folgerungen gezogen werden, die z. B. aus den bekannten Ehrlichschen Versuchen der »Vererbung« der Rhizin-Immunität (Ehrlich, 8) gezogen werden, nämlich daß die Übertragung der Rhizin-Immunität auf die Kinder einer weiblichen, gegen Rhizin immunisierten Maus eine bloße Übertragung von Antitoxinen aus dem Mutterkörper, und keine Vererbung, also keine Beeinflussung der spezifischen Struktur ist (vgl. Baur, 4). In derselben Weise läßt sich das Auftreten rhythmischer Vorgänge bei konstanten Bedingungen so lange nicht als vererbte autonome Erscheinung deuten, wie die Kulturbedingungen der Vorfahren rhythmische waren bzw. in irgendeiner Weise rhythmische Prozesse bedingten.

Selbstverständlich gibt der Begriff der kryptonomen Vorgänge kein kausales Verständnis dieser Vorgänge, sondern kann nur ein Ausdruck dafür sein, daß der Zusammenhang zwischen Organismus und Außenwelt kein so offensichtlicher ist wie bei den sonstigen aitionomen Vorgängen; zurzeit aber ist er weiter ein Ausdruck für Lücken unseres Wissens und

teilt diese Eigenschaft mit dem bisherigen Autonomiebegriff. Denn bei aller Wertschätzung der mühsamen Untersuchungen auf dem Gebiete autonomer Erscheinungen — ich verweise nur auf die neueren Arbeiten von Pfeffer (57), Stoppel (76, 77), Stoppel und Kniep (78) — müssen wir doch ehrlich gestehen, daß der Autonomiebegriff keine Erklärung gibt, sondern letzten Endes voraussetzt, was erst erklärt werden soll, nämlich das Auftreten von Veränderungen bei konstanten Außenbedingungen.

Es ist im obigen mit Nachdruck betont worden, daß die Vererbung periodischer Erscheinungen keine Sonderstellung einnehmen kann, sondern sich als Teilproblem der allgemeinen Frage der Vererbung pflanzlicher Eigenschaften darstellt; dem entsprechend können wir auch die bei der Vererbung morphologischer Eigentümlichkeiten gefundenen Gesetzmäßigkeiten auf die Frage der Vererbung der Periodizität übertragen. Auch für die morphologischen Charaktere gilt, wie schon das im obigen angeführte Beispiel der Blütenfarbe von Primula sinensis rubra zeigt, das Zusammenwirken der spezifischen Struktur mit den Außenbedingungen; weitere einschlägige Beobachtungen in diesem Sinne geben uns in erster Linie die bekannten Untersuchungen Goebels (17 u. a. O.).

Nun pflegen wir zwar im allgemeinen schlechthin von der Vererbungsweise pflanzlicher Eigenschaften zu sprechen, statt in exakter Weise von der Vererbung der Reaktionsweise des Organismus auf äußere Verhältnisse; die erstere Ausdrucksweise, die den Vorteil der Kürze und Bequemlichkeit besitzt, ist dadurch möglich, daß die äußeren »natürlichen« Verhältnisse Jahr für Jahr annähernd gleichmäßige sind, so daß sich die ererbte Reaktionsweise des Organismus im allgemeinen innerhalb derselben Bahnen abspielen muß. So können wir schließlich in landläufiger Weise auch von der Vererbung periodischer Erscheinungen sprechen, genau so, wie wir von der Vererbung der roten Blütenfarbe der Primula sinensis rubra reden; wir dürfen aber eine solche an sich nicht exakte und die Voraussetzung bestimmter äußerer Verhältnisse in sich bergende Ausdrucksweise nicht dazu mißbrauchen, die unter »normalen« Verhältnissen zu beobachtende sog. Vererbung »natürlicher« Eigenschaften zum Ausgangspunkt prinzipieller Feststellungen über

die Autonomie pflanzlicher Eigenschaften, z. B. der Periodizität, zu nehmen. Stets müssen wir mit Baur (4) daran festhalten, daß die Reaktionsweise auf Außenfaktoren das vererbbare Merkmal darstellt. »Das Resultat der Reaktion, d. h. die äußeren Eigenschaften eines jeden einzelnen Individuums hängen infolgedessen von zwei Dingen ab, erstens von der spezifischen ererbten Reaktionsweise der Spezies, zu der dieses Individuum gehört, und zweitens von den Außenbedingungen, unter denen sich das betr. Individuum entwickelt hat.«

Auf dieses Zusammenwirken der ererbten Reaktionsweise und der Außenbedingungen ist der Schwerpunkt zu legen. Damit ist natürlich nicht gesagt, daß die äußeren Bedingungen über die spezifische vererbbare Eigentümlichkeit des Plasma gesetzt werden; auch Klebs will durchaus nicht alles nur durch die Außenwelt erklärt wissen. Allerdings erscheint durch die Klebssche Dreiteilung die »spezifische Struktur« etwas in den Hintergrund gedrängt, weil sie eben nur ein Drittel der nach Klebs maßgebenden Faktoren ausmacht. Darum möchte ich persönlich einer Zweiteilung im Sinne E. Baurs das Wort reden und die spezifische ererbte Reaktionsweise des Organismus einerseits den äußeren Faktoren andererseits gegenüberstellen. Diese letzteren zerfallen naturgemäß in die früher einwirkenden und in die gegenwärtigen, wobei wir die früher einwirkenden nicht auf die Entwicklung des Individuums beschränken, sondern weiter zurückverlegen, und berücksichtigen, daß jede Reaktion eines Organismus ein Produkt der spezifischen Reaktionsweise mit allen früher und jetzt wirksamen äußeren Faktoren darstellt. Bleiben wir bei der Klebsschen Dreiteilung, so empfiehlt es sich vielleicht, die Bezeichnung der »inneren Bedingungen« durch ein anderes Wort »innere Zustände« oder »Individualzustand« zu ersetzen; denn diese »inneren Bedingungen« sind trotz ähnlichen Namens etwas ganz anderes als die »äußeren Bedingungen«, sie sind bereits ein Produkt aus der »spezifischen Struktur« und »äußeren Bedingungen«, nämlich den früheren äußeren Bedingungen. Aber das sind formelle Äußerlichkeiten der Nomenklatur; in der Sache bin ich mit Klebs dahin einig, daß die Entwicklungsrhythmik keine schlechthin autonome Eigenschaft, sondern ein Produkt aus der

spezifischen ererbten Reaktionsweise des Organismus und der Gesamtheit aller äußeren Faktoren ist. In diesem Sinne deute ich die in der »natürlichen« Lebensdauer und den »natürlichen« Vegetationsverhältnissen zum Ausdruck kommende Entwicklungsrhythmik der im obigen experimentell untersuchten »einjährigen« und »zweijährigen« Gewächse.

Schriftenverzeichnis.

1. Aderhold, Mitteil. aus d. Kais. Biolog. Anst., Heft 2, 1906, S. 16.
2. Appel und Gaßner, Der schädliche Einfluß zur hoher Keimungstemperaturen auf die spätere Entwicklung von Getreidepflanzen. Mitteil. aus d. Kais. Biolog. Anst. Heft 4. 1907. S. 5.
3. Babinet, 1856. Zitiert nach Möbius (51).
4. Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. II. Aufl. Berlin 1914.
5. Correns, C., Ein typisch spaltender Bastard zwischen einer einjährigen und einer zweijährigen Sippe des Hyoscyamus niger. Ber. Deutsche Bot. Ges. 1904. **22**. S. 517.
6. Edler, Anbauversuche mit verschiedenen Sommer- und Winterweizenarten. Arb. d. Deutschen Landw. Ges. Heft 32, 1898 und Heft 63, 1901.
7. Edwards und Colin, Annales des sciences naturelles. Botanique II. Sér. T. 5. S. 5.
8. Ehrlich, P., Über Immunität durch Vererbung mit Säugung. Zeitschr. f. Hygiene u. Inf.-Krankh. 1892. **12**, S. 183.
9. Fischer, H., Über die Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Licht und über die blütenbildenden Substanzen. Flora. 1905. **94**, S. 478.
10. Derselbe, Pflanzenernährung mittels Kohlensäure. Gartenflora. 1912.
11. Fröhlich, G., Über den Einfluß der Kälte auf den Vegetations-Verlauf bei landwirtschaftlichen Gewächsen, insbesondere bei Weizen und Roggen. Landwirtschaftl. Umschau. I. 1909. S. 125.
12. Fruwirth, C., Über erst im Frühjahr aufgehendes Getreide. Landw. Presse. 1909. S. 981.
13. Derselbe, Die Pflanzen der Feldwirtschaft. Stuttgart 1913.
14. Gaßner, G., Beobachtungen und Versuche über den Anbau und die Entwicklung von Getreidepflanzen im subtropischen Klima. Jahresber. d. Vereinig. f. Angew. Bot. 1910. **8**. S. 95.
15. Derselbe, Über Anpassungen der Getreidepflanzen an klimatische Verhältnisse und deren Bedeutung für die Entwicklung des Getreides. Annalen des Meckl. Patr. Vereins. 1913. Heft 13/14.
16. Gassner, G. und Grimme, C., Beiträge zur Frage der Frosthärte der Getreidepflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1913. **31**, S. 507.
17. Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig. 1908.

18. Göppert, H. R., Über die Wärmeentwicklung in den Pflanzen, deren Gefrieren und die Schutzmittel gegen dasselbe. Breslau 1830.
19. Grisebach, A., Über den Vegetationscharakter von Hardanger. (Zitiert nach Sendtner (75).
20. Gutzeit, E., Dauernde Wachstumshemmung bei Kulturpflanzen nach vorübergehender Kälteeinwirkung. Arbeiten der Kais. Biolog. Anst. **5,** 1907. S. 449.
21. Derselbe, Versuche über das Schossen der Rüben und anderer Pflanzen. Mitt. aus d. Kais. Biolog. Anst. Heft 6. 1908. S. 20.
22. Haberlandt, Fr., Über den Einfluß des Frostes auf gequollene Leinsamen und die daraus gezogenen Leinpflanzen. Landw. Versuchsstationen. **21,** 1878. S. 357.
23. Derselbe, Wissenschaftl.-praktische Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaus. I. 1875. S. 246.
24. Hellriegel, Beiträge zu den naturwissenschaftlichen Grundlagen des Ackerbaus. Braunschweig 1883.
25. Hildebrand, F., Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursachen und ihre Entwicklung. Englers Bot. Jahrb. II. 1882. S. 51.
26. Hillmann, P., Die deutsche landwirtschaftliche Pflanzenzucht. Arbeiten d. Deutsch. Landw. Ges. 1910. **168.**
27. Humboldt, A. v., Werk über Neuspanien. Cottasche Ausgabe. Bd. X. S. 36. (Zitiert nach Möbius, 51.)
28. Hummel, Deutsche Landw. Presse. 1881. Nr. 24.
29. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. Jena 1913.
30. Kirchner, Loew und Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I. 2. Abt.
31. Kirsche, A., Die Umzüchtung von Winter-Squarehead zu Sommerweizen. Deutsche Landw. Presse. 1900. Nr. 15.
32. Klebs, G., Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1900. **18.** S. 201.
33. Derselbe, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
34. Derselbe, Über Probleme der Entwicklung. Biolog. Centralbl. 1904. **24.** S. 257, 289. 449, 481, 545, 601.
35. Derselbe, Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanze. Sitz.-Ber. Heidelb. Akad., Math. Naturw. Klasse. Abhdlg. 23.
36. Derselbe, Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. Sitz.-Ber. Heidelb. Akad. 1913. Abhdlg. 6.
37. Derselbe, Fortpflanzung der Gewächse, Physiologie. Handwörterb. d. Naturwiss. IV. S. 276.
38. Derselbe, Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biol. Centralbl. 1917. **37.** S. 373.
39. Kniep, H., Über den rhythmischen Verlauf pflanzlicher Lebensvorgänge. Naturwissenschaften. 1915. Heft 36/37.
40. Kny, L., Über Versuche zur Beantwortung der Frage, ob der auf Samen einwirkende Frost die Entwicklung der aus ihnen hervorgehenden Pflanzen beeinflußt. Sitzgs.-Ber. Ges. Naturf. Freunde. Berlin 1887. S. 193.

41. Krasan, Fr., Studien über die periodischen Lebenserscheinungen der Pflanzen. Im Anschluß an die Flora von Görz. Abhandl. Bot. Zoolog. Ges. Wien. 1870. **20.** S. 265.
42. Krutzsch, H., Über den Einfluß des Klimas auf das Wachstum und die Ausbildung des Hafers und der Kartoffeln. Chem. Ackersmann. 1866. S. 65.
43. Lakon, G., Über den rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biolog. Centralbl. 1915. **35.** S. 401.
44. Lidforss, B., Die wintergrüne Flora. Lunds Universitäts Arsskrift. N. F. Bd. 2. Abhd. 2. Nr. 13. 1907.
45. Loew, O., Zur Theorie der blütenbildenden Stoffe. Flora. **94.** 1905. S. 124.
46. Maximow, N. A., Chemische Schutzmittel der Pflanzen gegen Erfrieren. I—III. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1912. **30.** S. 52, 293, 504.
47. Metzger, J., Getreidearten. Zitiert nach Hildebrand (25).
48. Derselbe, Europäische Cerealien. Heidelberg 1824.
49. Derselbe, Landwirtschaftliche Pflanzenkunde. 1841.
50. Möbius, M., Welche Umstände befördern und welche hemmen das Blühen der Pflanzen? Mededeelingen van het Proefstation „Midden-Java" te Klaten. 1892, und Biolog. Centralbl. 1892. **12.** S. 609.
51. Derselbe, Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. Jena 1897.
52. Monnier, erwähnt in Darwin, Domestication I. S. 393. Zitiert nach Hildebrand (25).
53. Müller, Fritz, Bemerkungen zu Hildebrands Abhandlung über die Lebensdauer. Englers Bot. Jahrb. 1882. **2.** S. 391.
54. Müller-Thurgau, H., Über Zuckeranhäufung in Pflanzenteilen infolge niederer Temperatur. Landwirtsch. Jahrb. 1882. **11.** S. 751.
55. Derselbe, Beitrag zur Erklärung der Ruheperioden der Pflanzen. Ebenda. 1885. **24.** S. 851.
56. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Bd. II. 1901—04.
57. Derselbe, Der Einfluß von mechanischer Hemmung und Belastung auf die Schlafbewegungen. Abhdlg. Math.-Phys. Klasse Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 32.
58. Puchner, H., Das vorzeitige Aufschießen von Wurzelgewächsen und Gemüsepflanzen. Jahresber. d. Vereinig. f. Angew. Bot. 1916. **14.** S. 108.
59. Rein, R., Untersuchungen über den Kältetod der Pflanzen. Zeitschr. f. Naturw. 1908. **80.** S. 1.
60. Rimpau, W., Über das Aufschießen der Runkelrüben. Landw. Jahrb. **9.** 1880. S. 191.
61. Sachs, J., Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. Jahrb. wiss. Bot. **2.** 1860. (Ges. Abhandl. 1892. Bd. I. S. 49.)
62. Derselbe, Wirkung des Lichtes auf die Blütenbildung unter Vermittlung der Laubblätter. Botan. Ztg. 1864. (Ges. Abhandl. 1892. Bd. I. S. 229.)
63. Derselbe, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arb. des Bot. Inst. Würzburg. **2.** 1880. S. 452. (Ges. Abhandl. 1893. Bd. II. S. 1159.)

64. Derselbe, Über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg. **3.** 1887. S. 372. (Ges. Abhandl. 1892. Bd. I. S. 293.)

65. Schaffnit, E., Studien über den Einfluß niederer Temperaturen auf die pflanzliche Zelle. Mitt. d. Kais. Wilh. Inst. f. Landw. in Bromberg. III. 1910. S. 93.

66. Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiolog. Grundlage. Jena 1898.

67. Schindler, F., Der Weizen in seinen Beziehungen zum Klima und das Gesetz der Korrelation. Berlin 1893.

68. Derselbe, Die Lehre vom Pflanzenbau auf physiologischer Grundlage. Wien 1896.

69. Derselbe, Der Getreidebau auf wissenschaftlicher und praktischer Grundlage. Berlin 1909.

70. Schübeler, F. C., Die Kulturpflanzen Norwegens. Christiania 1862.

71. Derselbe, Die Pflanzenwelt Norwegens, ein Beitrag zur Natur- und Kulturgeschichte Nordeuropas. Christiania 1873/75.

72. Derselbe, Växtlivet i Norge med särligt Hensyn til Plantegeografien. Christiania 1879.

73. Derselbe, Fröavl i Norge. Christiania 1889.

74. Seelhorst, C. v., Einfluß vorübergehender Temperaturerniedrigung auf die Entwicklung von Winterfrüchten, welche im Frühjahr gesät werden. Journ. f. Landwirtsch. 1898. 46. S. 50.

75. Sendtner, O., Bemerkungen über die Methode, die periodischen Erscheinungen der Pflanzen zu beobachten. Münchener Gelehrte Anzeigen 1851. Nr. 44—52. (Referat Flora. 1851. S. 253, 261, 275.)

76. Stoppel, R., Über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen einiger Blüten. Zeitschr. f. Botan. II. 1910.

77. Dieselbe, Über die Bewegungen der Blätter von Phaseolos bei Konstanz der Außenbedingungen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 30. 1912.

78. Stoppel, R. und Kniep, H., Weitere Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten. Zeitschr. f. Botan. III. 1911.

79. Strohmer, F., Über Atmung der Zuckerrübenwurzel und Beiträge zur Kenntnis des Zuckerverlustes der Rübe während ihrer Aufbewahrung. Öst.-Ung. Zeit. f. Zucker-Ind. u. Landw. 1902. **31.**

80. Derselbe, Über Aufspeicherung und Wanderung des Rohrzuckers (Saccharose) in der Zuckerrübe (Beta vulgaris L.). Ebenda. 1908.

81. Tessier, Nouveau cours complet d'Agriculture VII. S. 115 art. Froment 1790. Zitiert nach Loiseleur — Deslongchamps: Considérations sur les Céréales. Paris 1842. II. S. 220.

82. Tschermak, Über Züchtung neuer Getreiderassen. Zeitschr. f. d. Landw. Versuchswesen in Österreich. 1906.

83. Derselbe, Die Züchtung der Landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Herausgegeben von Fruwirth. Bd. IV. Berlin 1907.

84. Vöchting, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1893. **25.** S. 149.
85. Derselbe, Zur Physiologie der Knollengewächse. Ebenda. 1900. **34.** S. 1.
86. Warming, E., und Graebner, P., Eug. Warmings Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. III. Aufl. Berlin 1918.
87. Wettstein, R. v., Über direkte Anpassung. Wien 1902.
88. Wille, N., Über die Schübelerschen Anschauungen in betreff der Veränderungen der Pflanzen in nördlichen Breiten. Biolog. Centralbl. **25.** 1905. S. 561.
89, Wittmack, L., Bericht über vergleichende Kulturen mit nordischem Getreide. Landwirtsch. Jahrb. 1875. S. 479. 1876. S. 613. 1877. S. 999.
90, Wollny, E., Saat und Pflege der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Berlin 1885.

Besprechungen.

Talma, E. G. C., Het verband tusschen de temperatuur en den lengtegroei van wortels van Lepidium sativum.

Diss. Utrecht. 1917.

Blackmans Arbeit »Optima and limiting factors« gab seit 1905 Anlaß zu erneuten Untersuchungen über die Abhängigkeit physiologischer Prozesse von der Temperatur. Blackman ist der Ansicht, daß die Optimumkurve nicht genau den Zusammenhang zwischen Temperatur und Reaktionsgeschwindigkeit bei physiologischen Prozessen wiedergibt, da der Zeitfaktor bei der Konstruktion der Kurve vernachlässigt ist. Er betrachtet das Optimum als verschiebbar, abhängig von der Einwirkungsdauer der Temperatur. In vorliegender Arbeit wird untersucht, inwieweit diese Annahme auch gültig ist für den Prozeß des Längenwachstums bei Wurzeln.

Als Versuchsmaterial dienten Wurzeln von Lepidium sativum, gezogen unter Berücksichtigung der bekannten Erfordernisse zur Erzielung möglichst gleichmässiger Keimpflanzen. Wegen der technischen Einrichtung der Kammer für konstante Temperatur, des Thermoregulators usw., sehe man im Original nach. Die Keimlinge wurden bei 20° C aufgezogen und zu den Versuchen benützt, wenn sie eine Länge von 13 bis 25 mm hatten. Versuche ergaben, daß, entgegen den Angaben Askenasys und Popovicis, innerhalb dieser Grenzen die Wachstumsgeschwindigkeit von der Länge unabhängig ist. Das Messen geschah ebenfalls bei 20° C. Die Vorversuche zeigten, daß etwas mehr als 3 mm (die Wurzelhaube mitgerechnet) makroskopisch meßbar wachsen, so wurde eine Tuschemarke 5 mm von der Wurzelspitze entfernt angebracht.

Um den Einfluß verschieden lang einwirkender Temperatur zu bestimmen, wurden drei Versuchsreihen ausgeführt von $3^1/_2$, 7 und 14 Stunden Dauer bei Temperaturen von 0° bis 40° C. Bei den Versuchen mit hohen Temperaturen wurde ein Termostat benützt mit Elektrothermoregulator, für niedrige Temperaturen wurde mit Hilfe von Wasser, Schnee oder Eis gekühlt. Da bei den niedrigen Temperaturen die Wachstumszunahme gering war, ließ Verf. längere Zeit die tiefe Temperatur einwirken und berechnete daraus die Zunahme in $3^1/_2$, 7 und 14 Stunden.

Die Versuche sind in Tabellen und Kurven wiedergegeben. Es wurde die Größe des Zuwachses bei ein und derselben Temperatur und Dauer von durchschnittlich je 20 Wurzeln bestimmt und die Mediane und die Standardabweichung berechnet. Zur Konstruktion der Kurven werden auf der Abscisse die Temperatur, auf der Ordinate die Medianwerte aufgetragen. Die Tabellen und Kurven sagen folgendes aus: Bei 0° findet noch Wachstumszunahme statt, das Minimum liegt also unterhalb 0°. Die Angaben von Sachs über das Minimum für Phaseolus, Cucurbita, Brassica und Raphanus bei 4° bis 6° R gilt also nicht für Lepidium. Das Maximum liegt bei ungefähr 38° C. Bei 40° C waren die Wurzeln zwar noch turgeszent nach 7 Stunden, jedoch war die Mehrzahl gekrümmt und wuchs bei 20° C nicht mehr weiter. Bei 39° C traten ebenfalls viele Krümmungen auf bei einer Versuchsdauer von 14 Stunden. Bei 38° C hingegen war der Zuwachs gut meßbar. Das Optimum erleidet mit dem Zunehmen der Einwirkungsdauer eine Verschiebung, und zwar kommt es um so tiefer zu liegen, je länger die Einwirkung dauert. Eine genaue Lagebestimmung des Optimums wird durch den Einfluß der großen Wachstumsperiode beeinträchtigt, der um so stärker hervortritt, je länger der Versuch dauert; auch viele andere Faktoren spielen auf noch unbekannte Art und Weise eine große Rolle: z. B. der Turgos, die Wasseraufnahme und -abgabe, die Atmung, die Wanderung der plastischen Stoffe, usw. Die große Wachstumsperiode macht sich auch bemerkbar beim Bestimmen des Temperatur-Koeffizienten. Dieser nimmt, wie schon für andere physiologische Prozesse (Kuyper, Rutgers, de Vries) festgestellt ist, von niederen zu höheren Temperaturen ab und zwar am schnellsten bei langer Versuchsdauer.

Blackmans Theorie wird durch vorliegende Befunde gestützt: das Optimum ist kein fester Punkt, wie Sachs annahm, sondern verschiebbar nach Maßgabe der Einwirkungsdauer der Temperatur.

M. M. Riß.

Fitting, H., Untersuchungen über isotonische Koeffizienten und ihren Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen.

Jahrb. f. wissensch. Bot. 1917. **57,** 553—612.

Die Methode, die Fitting zur genauen Bestimmung der plasmolytischen Grenzkonzentration ausgearbeitet hat, hat eine neue Frucht getragen, nämlich die Ermittlung sehr exakter Werte für isosmotische Konzentrationen von Rohrzucker- und Salzlösungen. Lebendes Objekt bzw. Meßinstrument ist wieder die Blattepidermis von Rhoeo discolor. Als Basis für vergleichende Betrachtung osmotischer Wirkungen ist der Rohr-

zucker gewählt, erstens wegen der praktischen Impermeabilität des Plasmas pflanzlicher Zellen für diesen Stoff, und zweitens weil der osmotische Druck hier für die verschiedensten Lösungskonzentrationen direkt hat bestimmt werden können. Von Salzen hat der Verf. am eingehendsten den Kalisalpeter untersucht. Merkwürdig ist, daß sogar bei diesen beiden seit langer Zeit allgemein zu plasmolytischen Messungen verwendeten Substanzen der Vorgang der Plasmolyse erst jetzt so genau verfolgt worden ist, wie es die Auswertung des plasmolytischen Phänomens für Zwecke genauer Messung erfordert. In Rohrzuckerlösung ist nach den Erfahrungen des Verf.s das osmotische Gleichgewicht, der Höhepunkt der Plasmakontraktion, erst nach $1^1/_2$ bis 2 Stunden erreicht, wohl wegen der geringen Diffusionsgeschwindigkeit des Körpers. Bei Kalisalpeter steht der Experimentator vor der unbequemen Tatsache, daß einerseits wie bei Rohrzucker das Maximum der Wirkung abgewartet werden muß, andererseits aber mit der Zeit beträchtliche Mengen des Salzes ihren Weg durchs Plasma in den Zellsaft finden und die Plasmakontraktion zum Rückgang bringen. Als günstigsten Zeitpunkt für die Beobachtung empfiehlt der Verf. eine Viertelstunde nach der Einbringung des Objekts in die KNO_3-Lösung. Diese Unterschiede in der Reaktionsgeschwindigkeit sind für vergleichende Bestimmungen von größter Wichtigkeit, und manche früheren Messungen verlieren an Wert wegen Nichtbeachtung dieser Verhältnisse.

Isosmotische Konzentrationen sind, als Mittelwerte aus zahlreichen Einzelmessungen des Verf., $0{,}1_{vn}$GM KNO_3 und $0{,}164_{vn}$GM Rohrzucker oder $0{,}1_{gn}$GM KNO_3 und $0{,}169_{gn}$GM Rohrzucker; die Indices vn (volumnormal) bzw. gn (gewichtsnormal) zur Kennzeichnung der Berechnungsart der Konzentrationen regelmäßig anzuwenden ist ein äußerst zweckmäßiger Vorschlag des Verf.s. Man kann die Verhältniszahlen 1,64:1 und 1,69:1 natürlich als isotonische Koeffizienten bezeichnen ($i_{vn} = 1{,}64$, $i_{gn} = 1{,}69$), darf aber dabei nicht vergessen, daß diese Koeffizienten nur für die Konzentrationen der Fittingschen Versuche, also in nächster Nähe von 0,1 GM KNO_3, gelten. Für andere Konzentrationen — und genau genommen auch für andere Temperaturen — müssen die isotonischen Koeffizienten neu bestimmt werden, weil der Gang des osmotischen Drucks mit der Konzentration — und wahrscheinlich auch mit der Temperatur — beim Rohrzucker ein ganz anderer ist als beim Kalisalpeter, und bei räumlicher Konzentrationsberechnung wieder ein anderer als bei Berechnung nach Gewichtsnormalität.

Außer für Kalisalpeter hat der Verf. die isotonischen Koeffizienten, immer auf Rohrzucker als Einheit bezogen, noch für zahlreiche andere Alkali- und Erdalkalisalze bestimmt.

Die auf plasmolytischem Weg als isosmotisch erwiesenen Konzen-

trationen von Zucker und Salz sind nun mit denen zu vergleichen, die nach physikalischen Messungen isotonisch sein sollten. Leider kennen wir diese isotonischen Salzkonzentrationen überhaupt noch nicht genau. Denn direkte Messung des osmotischen Drucks von Salzlösungen ist ja bis jetzt unmöglich, und aus den sonst zuverlässigsten Daten, den kryoskopischen, vermögen wir die osmotischen Drucke auch noch nicht für beliebige Temperaturen ganz exakt zu berechnen. Der Verf. läßt, in Ermangelung eines Besseren, als unter den Versuchsbedingungen isotonisch solche Lösungen gelten, die gleichgroße Gefrierpunktserniedrigungen aufweisen, und findet, daß seine durch Plasmolyse gefundenen isotonischen Koeffizienten fast immer etwas kleiner sind als die aus kryoskopischen Messungen berechneten. Der letztere Wert beträgt z. B. für Kalisalpeter, auf Zucker als Einheit bezogen, $i_{gn} = 1{,}779$ gegenüber dem aus Plasmolyse berechneten Wert $i_{gn} = 1{,}69$. Die osmotische Wirksamkeit des Salzes scheint also im physiologischen Experiment geringer zu sein als nach den physikalischen Konstanten zu erwarten ist.

Wie soll diese Abweichung, die für die meisten geprüften Salze gilt, erklärt werden? Zunächst bietet sich die Vermutung dar, daß z. B. Kalisalpeter in der ersten Viertelstunde der Einwirkung in noch größerer Menge als in den folgenden, vom Verf. früher genau beobachteten Zeitabschnitten des Plasmolyseversuchs in die Zellen eindringe, während der Zucker gar nicht permiere. Aber dieses Moment glaubt der Verf., wenigstens als einzigen maßgebenden Faktor, ablehnen zu müssen, weil die Differenz auch bei solchen Salzen vorkommt, für die das Plasma nachweislich so gut wie undurchlässig ist; bei einer anderen Gruppe von Salzen, die ebenfalls nicht merkbar permieren, ist allerdings die Übereinstimmung zwischen den aus Plasmolyse und den aus den Gefriertemperaturen berechneten isotonischen Koeffizienten vollkommen. Vorläufig bleibt, trotz den sorgfältigen Überlegungen und Experimenten des Verf., die Frage ungelöst, ob die Erscheinung durch physiologische Vorgänge bedingt ist oder durch unzureichende physikalische Kenntnis vorgetäuscht wird oder Ursachen aus beiden Gebieten zusammenwirken.

Die Autoren, die aus den Unterschieden zwischen plasmolytisch und physikalisch bestimmten isotonischen Konzentrationen von Zucker- und Salzlösungen versucht haben »Permeabilitätskoeffizienten« für die Salze zu berechnen, haben gewöhnlich die physikalischen Schwierigkeiten der Feststellung der isotonischen Konzentrationen unterschätzt. Die für die Permeabilitätskoeffizienten ermittelten Zahlenwerte können deshalb auf keinen Fall als zuverlässig angesehen werden. Wenn aber, wie es nach den Untersuchungen besonders von Tröndle den Anschein hat, das Verhältnis zwischen den plasmolytischen Grenzkonzentrationen von Zucker

und Salz unter der Einwirkung von Außenbedingungen auf das lebende Objekt gesetzmäßigen Änderungen unterworfen ist, so scheint dem Ref. damit der Nachweis von Schwankungen der Plasmapermeabilität im Prinzip erbracht; Voraussetzung für die Zulässigkeit des Schlusses ist, daß bei den plasmolytischen Bestimmungen immer genau derselbe Weg eingehalten wurde. Eine Nachprüfung auf Grund der von Fitting gesammelten Erfahrungen ist natürlich sehr erwünscht. Aber die Methode als solche sollte wohl bei sorgfältiger Handhabung, für die jetzt Muster vorliegen, zu der Bearbeitung der in Frage stehenden Probleme brauchbar sein. Renner.

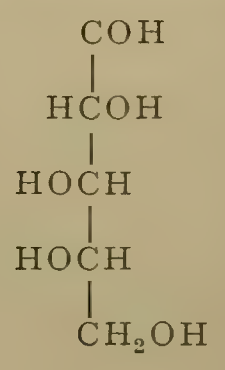
Ehrlich, F., Die Pektinstoffe, ihre Konstitution und Bedeutung.

Chemiker-Ztg. 1917. **41,** 197.

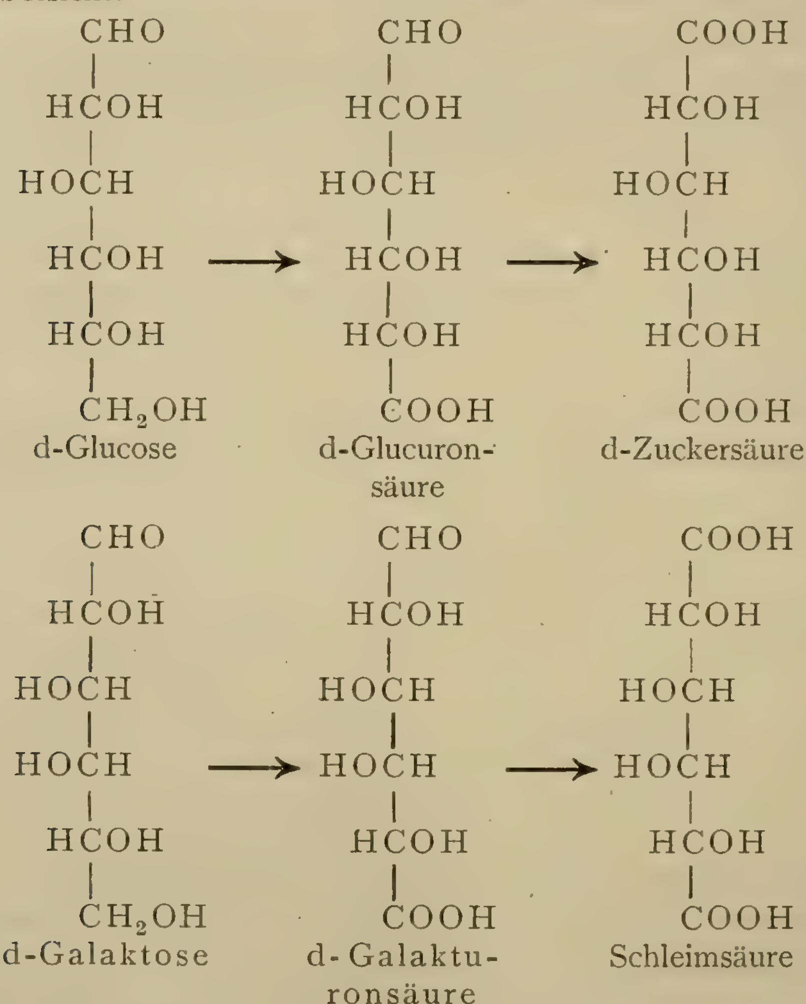
Der Pflanzenphysiologe wird sich jedesmal freuen, wenn es den Vertretern der Chemie gelingt, die Konstitution wichtiger Baustoffe des Pflanzenkörpers zu erkennen. Dieses Ereignis scheint nunmehr, dank Ehrlichs Bemühungen, für die Pektinstoffe eingetreten zu sein. Wenn ich sage scheint, geschieht dies nicht, um das Bestehen irgendwelcher Bedenken anzudeuten, ich bediene mich des vorsichtigen Ausdruckes lediglich darum, weil bis jetzt nur eine verhältnismäßig kurze vorläufige Mitteilung vorliegt. Der Gegenstand ist indes wichtig genug, um selbst bei dieser Sachlage eine Besprechung zu verdienen.

Verf. gewann sein Rohpektin aus ausgelaugten Rübenschnitzeln nach einem Verfahren, dessen Beschreibung noch aussteht. Dieses Rohpektin enthält kleinere Mengen eines Arabans und größere eines Salzes der »Pektinsäure«.

Das Araban, das leicht von dem Gesamt-Komplex losgelöst werden kann, ist ein anhydrisches, unschwer zerlegbares Kondensationsprodukt der rechtsdrehenden l-Arabinose, wie bekannt einer Aldopentose folgender Konstitution:



Nach Wegnahme des Arabans hinterbleibt das Ca-Mg-Salz der Pektinsäure, einer Estersäure, deren Carboxylgruppen zum Teil mit Methylalkohol (Methoxylgehalt ca. 9%) verbunden sein dürften. Die Säurehydrolyse der Pektinsäure liefert d-Galaktose und d-Galakturonsäure. Über Bau und Beziehungen dieser Substanzen unterrichtet nachstehende kleine Übersicht:



Weitere Aufschlüsse über den Bau der Pektinsäure gewährte die Behandlung mit Natronlauge. Nach dieser blieb, nachdem die Methoxyl- und Galaktosegruppen entfernt waren, eine komplexe Verbindung, entstanden, nach Verf. unter Wasseraustritt aus vier Molekülen Galakturonsäure:

$$4\,C_6H_{10}O_7 - 3\,H_2O = C_{24}H_{34}O_{25}$$

Verf. hat für diesen Körper den Namen Tetragalakturonsäure vorgeschlagen.

Von der Verkettung der Galakturonsäure Gruppen im Tetragalakturonsäure Molekül sagt Verf. etwa folgendes: Da die Carboxylgruppen der Tetragalakturonsäure frei sind und das Kupferreduktionsvermögen

dieser Säure unbedeutend bleibt, ist eine glykosidartige Bindung durch Vermittlung der Aldehyd- und Hydroxylgruppen anzunehmen.

Das Pektin hätte demnach folgenden Bau:

An den eben beschriebenen Kern, die Tetragalakturonsäure, wären angelagert: 1. in festerer Bindung d-Galaktose und 2. loser verknüpft ein Araban. Außerdem wären Methylalkohol und Calcium und Magnesium unter Ester- bzw. Salzbildung mit der Tetragalakturonsäure verbunden. Die Arabinose scheint durch Methylpentose vertretbar zu sein.

Der Galakturonsäure dürfte eine weite Verbreitung im Pflanzenreiche zukommen. Verf. wies sie in Pektinen nach, die aus verschiedenen Früchten (Aprikose, Apfel, Erdbeere, Quitte und andere) und aus anderen Pflanzenteilen (Grashalmen, Brennesseln, Disteln, Kastanienblättern, Rhabarber und Kopfsalat) gewonnen waren. Auch in Saponinen soll diese Säure vorkommen. Schroeder.

Gast, W., Quantitative Untersuchungen über den Kohlenhydratstoffwechsel im Laubblatt.

Dissertation. Würzburg. 1917 und Zeitschr. f. physiolog. Chemie. 1917. **99.**

Ref. hat vorliegende Arbeit als eine aus dem botanischen Institut einer deutschen Hochschule hervorgegangene physiologisch-chemische mit Genugtuung begrüßt. Verfasserin hat die Blätter einiger Spezies auf ihren Gehalt an den verbreitetsten Kohlenhydraten, Stärke, Rohrzucker, Maltose, Glucose und Fructose untersucht, und zwar Material, das um die Mittagszeit, und solches, das eben vor Sonnenaufgang geerntet worden war. Sie hatte gehofft, aus dem Vergleich der so gewonnenen Resultate allgemeinere Schlüsse ziehen zu können. Wenngleich diese Erwartung nur in beschränktem Maße erfüllt wurde — ein Ergebnis, das bei dem schwierigen Gegenstand nicht erstaunt — so ist eine derartige sorgfältig durchgeführte Untersuchung von bleibendem Werte, besonders wenn die Veröffentlichung zwei Anforderungen genügt; wenn sie nämlich erstens die Methode bis ins Einzelne beschreibt und zweitens die Resultate gleichfalls in extenso, unter Angabe der unmittelbar erhaltenen Analysenwerte bringt. Alsdann wird künftige Forschung die Befunde, selbst im Falle sich später unvorhergesehene Überraschungen herausstellen, verwerten können oder doch in der Lage sein, eventuelle Abweichungen zu erklären.

Der ersten dieser Forderungen ist Verfasserin in anerkennenswerter Weise nachgekommen; sie hat ihre Arbeitsweise ausführlich mitgeteilt. Da eine auszugsweise Wiedergabe wertlos erscheint, seien lediglich die folgenden zum Teil »neuen« Besonderheiten hervorgehoben. Die Stärke

wurde mit Ptyalin aufgeschlossen; die Maltose durch Vergärung der übrigen Zucker mit Maltase freier Hefe isoliert und danach bestimmt. Im übrigen bediente sich Verfasserin der gebräuchlichen Kombination von Polarisations- und Kupferreduktionsmethode vor und nach der Rohrzuckerinversion.

Bei der Mitteilung der Resultate hätte Ref. aus den angedeuteten Gründen die Veröffentlichung der Urzahlen gewünscht und nicht allein die der prozentischen Zuckerwerte, die immerhin unter gewissen Voraussetzungen berechnet sind. Als allgemeine, das heißt für die Mehrzahl der geprüften Objekte gültige Folgerungen, sind anzuführen: der Stärkegehalt ging des Nachts in allen Fällen zurück, auch bei dem sehr stärkearmen aber entsprechend rohrzuckerreichen Blatte von Musa ensete. Der Rohrzucker zeigte das gleiche Verhalten mit in der Regel geringeren Ausschlägen. Dieser Zucker war stets der der Menge nach vorherrschende. Maltose war konstant aber nur in kleinen Quantitäten anzutreffen. Bezüglich der Hexosen sind Verallgemeinerungen nicht möglich. Der von Brown und Morris gefundene Rückgang derselben untertags war nur bei einem Teil der Spezies zuweilen nur andeutungsweise oder nur für eine der beiden Monosen zu beobachten. Er war gerade bei der Versuchspflanze der genannten englischen Chemiker (Tropaeolum majus) zu vermissen. Weitere Ausführungen betreffend Übereinstimmung oder Unterschiede gegenüber früheren Arbeiten müssen hier unterbleiben zum Teil mögen letztere auf Verschiedenheit des Untersuchungsmateriales zurückzuführen sein (Vgl. das folgende Referat). Erwähnt sei, daß die Behauptung Deleanos, Rohrzucker sei höchst wahrscheinlich in Vitis vinifera Blättern (September) nicht vorhanden, mit guten Gründen bekämpft wird.

Verfasserin bespricht die Frage nach dem ersten bei der Kohlensäure-Assimilation gebildeten Zucker oder, wie sie richtiger formuliert, nach dem ersten bei diesem Vorgang analytisch nachweisbaren Zucker. Sie kommt, wie unlängst Ref., zum Schlusse, daß dieselbe offen sei. Da eine abweichende Ansicht weit verbreitet erscheint, sei dies angeführt.

Bei der Beurteilung einschlägiger Arbeiten hat man sich zu vergegenwärtigen, daß die gefundenen Zahlen nicht mehr als Näherungswerte bedeuten, da eine Anzahl bekannter aber heute unvermeidlicher methodischer Fehler in Kauf genommen werden muß. Schlüsse aus geringfügigen Differenzen sind daher unzulässig. In die Rubrik der unvermeidlichen Fehlerquellen gehört unter anderen die Benutzung des Bleiessigs als Klärmittel, vor dessen Verwendung Spezialisten auf dem Gebiete der Zuckerchemie mehrfach gewarnt haben. Das basische Bleiacetat soll nicht nur, wie Verfasserin erkannte, eine kleine Abnahme

des Hexosengehaltes bewirken, sondern durch stärkeres Niederreißen der Fructose zugleich deren gegenseitiges Verhältnis verschieben, endlich die Drehung des in der Lösung verbleibenden Restes beeinflussen. Es dürften indes hier je nach Provenienz, also Zusammensetzung, der Ausgangslösung Unterschiede bestehen und Verfasserin gibt abgesehen von der geringen Abnahme des Hexosengehaltes gute Übereinstimmung zwischen Parallelversuchen mit neutralem und basischem Bleisalz an. Vielleicht hätte man außerdem zur Kontrolle nach der Bleizuckerfällung, wo nötig, ein anderes Klärmittel (z. B. Tierkohle oder dergl.) — für unbedingt einwandfrei gilt keins — heranziehen können. Überhaupt möchte Ref. künftigen Untersuchern, gelegentliche Parallelversuche mit gewissen methodischen Abänderungen empfehlen. Die bei den ohnehin zeitraubenden und mühseligen Analysen gewiß nicht gering anzuschlagende Mehrarbeit dürfte durch größere Sicherheit der Ergebnisse aufgewogen werden.

Diese Bemerkungen sind im Interesse weiterer Forschung vorgetragen; Ref. bittet sie nicht als Tadel für die vorliegende Arbeit anzusehen, der er eine zahlreiche, ähnlich gewissenhaft durchgeführte Nachfolge wünscht. Schroeder.

Kylin, H., Zur Kenntnis der wasserlöslichen Kohlenhydrate der Laubblätter.

Zeitschr. f. physiolog. Chemie. 1918. **101,** 77.

Die Arbeit bewegt sich auf dem gleichen Gebiete wie die vorstehend besprochene. Das gesteckte Ziel bestand darin, festzustellen, ob nicht in »Zuckerblättern« die Stärke in derselben Weise durch ein wasserlösliches Polysaccharid ersetzt werden könne, wie dies bei gewissen Phaeophyceen durch Laminarin geschehe?

Verf. bestimmte optische Drehung und Kupferreduktionsvermögen unmittelbar im geklärten Extrakt und die gleichen Werte nach zweistündiger Behandlung mit 3% Essigsäure und mit 3% Schwefelsäure. Er berechnet aus diesen Daten den Gehalt an direkt reduzierenden Zuckern, Rohrzucker und sonstigen wasserlöslichen Kohlenhydraten, sowie die Summe der wasserlöslichen Kohlenhydrate überhaupt. Ein Teil des im vorausgehenden Referat Gesagten gilt gleicherweise für Kylins Arbeit, so die Bemerkung über den auch von diesem als Klärmittel verwendeten Bleiessig, wobei das Unterlassen des Entbleiens erwähnt sei.

Bei der Betrachtung und Berechnung der Resultate scheint Ref. das völlige Außerachtlassen zum wenigsten der Möglichkeit eines Vorkommens von direkt reduzierendem Disaccharid bedenklich. In einigen — nicht in allen — Fällen könnte der Wert »sonstige wasserlösliche Kohlen-

hydrate« z. B. auf den Einfluß von Maltose zurückgeführt werden. Doch wäre genannter Wert alsdann korrekturbedürftig, wenn anders die Voraussetzung Verfs., er beziehe sich auf die Menge der löslichen Di- und Polysaccharide, Rohrzucker ausgenommen, zutreffen soll.

Für besonders interessant und weiteren Studiums wert hält Ref. einige Einzelfälle, deren auffallendster kurz besprochen werden soll. Der Blatt-Extrakt von Gentiana brevidens dreht links, nach Einwirkung der Essigsäure ergibt sich eine schwache Rechtsdrehung, die durch die Salzsäurebehandlung verstärkt wird. Das Kupferreduktionsvermögen nimmt etwa in gleichem Tempo zu. Verf. schließt daraus und aus der Beobachtung, daß nach vollständiger Hydrolyse Polarisations- und Reduktionswert gut übereinstimmen, wenn Dextrose als einziger nunmehr anwesender Zucker angenommen wird, auf die ursprüngliche Gegenwart eines unbekannten links drehenden Saccharides, das Dextrose als alleiniges Spaltprodukt liefert. Zu bedauern ist, daß Verf. es unterlassen hat, vor Tagesanbruch gepflückte Blätter vergleichsweise zu untersuchen. Er hätte dadurch seine Annahme, das unbekannte wasserlösliche Saccharid spiele hier die Rolle, welche sonst der Stärke zufalle, in gewissem Sinne prüfen können. Jedenfalls weist der Befund auf mögliche Verschiedenheiten zwischen einzelnen Gruppen des Pflanzenreichs; es wird daher nicht angehen, stets nur mit den gewöhnlich vorkommenden Zuckern zu rechnen.

Als allgemeine Ergebnisse registriert schließlich Verf., daß in der Regel (Ausnahme: Convallaria), im Einklang mit Schimper, Stärkegehalt und Gehalt an reduzierenden Zuckern umgekehrt proportional seien und daß Zuckerblätter mehr Rohrzucker führen als Stärkeblätter (Ausnahme Tilia; Stärkeblatt mit viel Rohrzucker). Schroeder.

Miehe, H., Weitere Untersuchungen über die Bakteriensymbiose bei Ardisia crispa. II. Die Pflanze ohne Bakterien. Jahrbücher f. wissensch. Bot. 1917. **58**, 29ff.

Hatte Miehe im ersten Teil der Untersuchungen, deren Fortsetzung hier vorliegt[1], als steten Gesellschafter der Ardisia crenata einen Bacillus foliicola erkannt, so schildert er hier seine Versuche, die Pflanze von ihrem Symbionten zu befreien, ihr Verhalten im bakterienfreien Zustande zu prüfen und durch Impfung die Genossenschaft wieder herzustellen.

Leider sind die Ergebnisse unbefriedigend. Wohl gelang es, durch Erhitzen von Samen oder Stecklingen auf 40° einen hohen Prozentsatz an bakterienfreien oder bakterienarmen Pflanzen zu erhalten, die sich aber ganz abnorm entwickelten. Die bakterienfreien Keimlinge

[1]) Vgl. Ref. in Zeitschr. f. Bot. 1914. **6**, 409.

entwickelten sich nur zu krüppelhaften Zwergpflanzen von 2 bis 3 cm Höhe und mit höchstens 4 Blättchen, deren Achselknospen anschwollen und zu kleinen, zunächst grünen Polstern und Knöllchen wurden. Ebenso trieben die durch Erhitzen von den Bakterien befreiten Stecklinge, wenn sie auch Wurzeln schlugen, nicht aus, sondern auch ihre Achselknospen entwickelten sich, wie bei den Sämlingen, zu sonderbaren, schließlich ziemlich umfangreichen knöllchenartigen Gebilden, die außer Knospenschuppen nur selten einzelne kleine Laubblätter trugen. Ähnliche Krüppelformen traten auch von selbst — und zwar in nicht geringer Zahl (48%) — in den Aussaaten von Ardisia crenata auf.

Die anatomische Untersuchung lehrte, daß die Vegetationsspitzen aller dieser Krüppel, sowohl der spontan entstandenen wie der künstlich erzeugten, niemals, die Knoten der etwa von ihnen gebildeten Blätter nur ausnahmsweise Bakterien enthielten, daß aber die bakterienfreien Blattknoten durchaus normal gebaut waren.

Um zu prüfen, ob die Erhitzung als solche an der abnormen Entwicklung ursächlich beteiligt sei, unterwarf Verf., in Ermangelung bakterienfreier d. h. der Blattknötchen entbehrender Ardisia-Arten, Samen, Stecklinge und Topfpflanzen einer Anzahl beliebig herausgegriffener Pflanzenarten derselben Behandlung, mit der er die Bakterien der Ardisia crenata beseitigte. Indes zeigten alle, soweit sie die Behandlung überstanden, durchaus normale Entwicklung.

Mit Ausnahme eines einzigen, noch dazu recht zweifelhaften Falles, gelang es nicht, die bakterienfreien Ardisia crenata-Krüppel durch Impfung mit Bacillus foliicola wieder zu normaler Entwicklung zu bringen, die Symbiose wieder herzustellen.

Ob die Bakterien etwa in der Richtung der Bindung des atmosphärischen Stickstoffs eine Rolle spielen, bleibt mindestens zweifelhaft. Bakterienführende Ardisia-Pflanzen sind sehr dankbar für Stickstoffdüngung, vermögen aber andererseits ihr Leben auffallend lange zu fristen und zu verhältnismäßig fortgeschrittener Entwicklung zu gelangen ohne Zufuhr von gebundenem Stickstoff. Schlüsse daraus zu ziehen, lehnt Verf. mit Recht ab.

In einem Schlußkapitel erörtert Verf. die allgemeinen Ergebnisse. Danach ist augenscheinlich die normale Entwicklung der Ardisia crenata weitgehend von der Gegenwart der Bakterien abhängig, aber die physiologischen Beziehungen zwischen den beiden Gliedern der eigenartigen Genossenschaft sind gänzlich dunkel. Behrens.

Neue Literatur.

Allgemeines.

Cohen-Kysper, A., Rückläufige Differenzierung und Entwicklung. Leipzig, A. Barth. *1918.* 85 S.

Goebel, K., Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. 2. umgearbeitete Aufl. II. Teil. Spezielle Organographie. 2. Heft: Pteridophyten. (293 Abb.) Jena, G. Fischer. *1918.* 903—1208.)

Zelle.

Kiehn, Ch., Die Nukleolen von Galtonia candicans Decsne. Diss. Marburg. *1917.* 69 S.

Klieneberger, E., Über die Größe und Beschaffenheit der Zellkerne mit besonderer Berücksichtigung der Systematik. (Beih. bot. Centralbl. 1. Abt. *1918.* **35**, 219—278.)

Weber, F., s. unter Physiologie.

Gewebe.

Gertz, O., Über einige durch schmarotzende Cuscuta hervorgerufene Gewebeänderungen bei Wirtspflanzen. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36**, 62—73.)

Janssonius, H. H., De tangentiale groei van eenige pharmaceutische basten. Groningen, M. d. Waal. *1918.* 57 S

Palm, B., und **Rutgers, A. A. L.**, The embryology of Aucuba japonica. (Rec. trav. bot. néerland. *1917.* **14**, 119—127.)

Schüepp, O., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Stockausschläge. (Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich. *1918.* **63**, 105—115.)

—, Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes von Acer pseudoplatanus L. (Ebenda. 99—105.)

Tischler, G., Untersuchungen über den anatomischen Bau der Staub- und Fruchtblätter bei Lythrum Salicaria mit Beziehung auf das »Illegitimitätsproblem«. (Flora. *1918.* **11**, N. F., Festschrift Stahl, 162—192.)

Morphologie.

Küster, E., Über Aufgaben und Ergebnisse der Entwicklungsmechanik der Pflanzen. (Naturw. Wochenschr. *1918.* **17**, N. F., 193—200.)

Neger, F. W., s. unter Physiologie.

Schenck, H., Verbänderungen und Gabelungen an Wurzeln. (Flora. *1918.* **11**, N. F., Festschr. Stahl, 503—525.)

Physiologie.

Ameijden, U. P. van, Geotropism and Phototropism in the absence of free oxygen. (Rec. trav. bot. néerland. *1917.* **14**, 149—218.)

Fischer, H., Zur Phylogenie des Blattgrünfarbstoffs. (Naturw. Wochenschr. *1918.* **17**, N. F., 161—164.)

Goerrig, E., Vergleichende Untersuchungen über den Karotin- und Xanthophyllgehalt grüner und herbstlich gelber Blätter. (Beih. bot. Centralbl. 1. Abt. *1918.* **35**, 342—394.)

Gurlitt, L., Über den Einfluß der Konzentration der Nährlösung auf einige Pflanzen. (Ebenda. 279—341.)

Harder, R., Über die Bewegung der Nostocaceen. (Zeitschr. f. Bot. *1918.* **10,** 177—246.)

Küster, E., s. unter Morphologie.

—, Über Mosaikpanaschierung und vergleichbare Erscheinungen. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 54—62.)

Neger, F. W., Keimungshemmende und keimungsfördernde Stoffwechselprodukte (Naturw. Wochenschr. *1918.* **17,** N. F., 141—142.)

—, Resupination bei dorsiventralen und isolateralen Pflanzenorganen. (Ebenda. 182—186.)

Oelsner, A., s. unter Bakterien.

Pfeiffer, T., s. unter Angewandte Botanik.

Schanz, F., Licht und Leben. (Arch. f. Ophtalmologie. *1918.* **96,** 172—198.)

Simon, C., Sind die Milchröhren Leitungsorgane? (Beih. bot. Centralbl. 1. Abt. *1918.* **35,** 183—218.)

Weber, F., Die Permeabilität der Pflanzenzellen. (Naturw. Wochenschr. *1918.* **17,** N. F., 89—95.)

Wieler, s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

Wirgin, G., Arsenikutveckling genom mögel (Arsenikentwicklung durch Schimmelpilze. (Upsala Läkareförenings Förhandling. *1917—18.* **23,** 1—23.)

Ursprung, A., Über die Absorptionskurve des grünen Farbstoffes lebender Blätter. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 73—86.)

—, Über die Bedeutung der Wellenlänge für die Stärkebildung. (Ebenda. 86—100.)

Fortpflanzung und Vererbung.

Caron-Eldingen, s. unter Angewandte Botanik.

Péterfi, M., Über Bastarde der Pulmonaria rubra Schott et Ky. (Bot. Museumshefte [Bot. Múzeumi Füzetek.]. *1916* [*1918*]). **2,** 35—41.)

Tischler, G., s. unter Gewebe.

Ubisch, G. v., Kritische Betrachtungen zur Hypothese der primären und sekundären Koppelung. (Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. *1918.* **19,** 193—201.)

Ökologie.

Gertz, O., s. unter Gewebe.

Schoenichen, W., Von Waffen und Werkzeugen der Tiere und Pflanzen. Leipzig, R. Voigtländer. *1918.* 146 S.

Schröder, B., Teich- und Flußplankton. (Die Naturwissenschaften. *1918.* **6,** 147—150, 162—165, 176—199.

Algen.

Kaiser, P. E., Beiträge zur Kenntnis der Algenflora von Traunstein und dem Chiemgau. (Kryptogam. Forschungen. *1918.* Nr. 3, 170—178.)

Mayer, A., Die bayerischen Eunotien. (Ebenda. 95—121.)

—, Bacillariales der Umgegend von Ortenburg (Niederbayern). (Ebenda. 122—129.)

Nienburg, W., Neue Wege der phylogenetischen Pflanzenanatomie. (Naturw. Wochenschr. *1918.* **17,** N. F., 105—112.)

Østrup, E,. Marine diatoms from the coasts of Iceland. The botany of Iceland. II. Teil, 3. Copenhagen, J. Frimodt. *1918.* 347—394.

Schoenau, K. v., s. unter Floristik.

Wille, N., Om algesamfund ved Norges kyst. (Naturen. *1917.* 25 S.)

Cyanophyceen.

Harder, L., s. unter Physiologie.

Kaiser, P. E., s. unter Algen.

Sohoenau, K. v., s. unter Pflanzengeographie uhd Floristik.

Bakterien.

Brussoff, A., Über eine stäbchenförmige, kalkspeichernde Eisenbakterie aus dem Klärschlamm einer biologischen Abwässeranlage. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. *1918*. **48**, 193—210.)

Oelsner, A., Über Nitratreduktion in nassem Ackerboden ohne Zusatz von Energiematerial. Centralbl. f. Bakter. II. Abt. *1918*. **48**, 210—221.)

Pilze.

Boas, F., s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

Hasler, A., Beiträge zur Kenntnis der Crepis- und Centaurea-Puccinien vom Typus der Puccinia Hieracii. (Centralbl. f. Bakt II. Abt. *1918*. **48**, 221—295.)

Höhnel, F. v., Fragmente zur Biologie (19. und 20. Mitteilung, Nr. 1001—1057). (Sitzgsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, m.-nat. Kl., Abt. I. *1917*. **126**, 70 + 47 S.)

Killermann, S., Morcheln und andere Helvellaceen aus Bayern. (Kryptogam. Forschungen. Herausgeg. v. d. bayer. bot. Ges. München. *1918*. Nr. 3, 148—154.)

Kinzel, W., Über Hexenringe und die Bedingungen ihrer Entstehung. (Ebenda. 154—163.)

Kniep, H., Über die Bedingungen der Schnallenbildung bei den Basidiomyceten. (Flora. *1918*. **11**, N. F., Festschr. Stahl, 380—395.)

Rant, A., The white Root-Fungus of Cinchona. (Rec. trav. bot. néerland. *1917*. **14**, 143—149.)

Schoenau, K. v., s. unter Pflanzengeographie und Floristik.

Wirgin, G., s. unter Physiologie.

Moose.

Hesselbo, A., The Bryophyta of Iceland. The botany of Iceland, II. Teil, 3. Copenhagen, J. Frimodt. *1918*. 396—668.

Angiospermen.

Becker, W., Violae Asiaticae et Australenses. (Beih. bot. Centralbl. II. Abt *1918*. **36**, 15—59.)

Bornmüller, J., Über den Formenkreis von Cercis Siliquastrum L. und Cercis Griffithii Boiss. (Ebenda. 1—14.)

—, Über eine neue Scutellaria aus der Flora von Buchara. (Ebenda. 60—61.)

Hallier, H., Über Patrick Browne's Gattungen zweifelhafter Stellung. (Medeeling. van's Rijks Herbar. Leiden. *1918*. Nr. 36, 6 S.)

Palm, B., und **Rutgers, A. A. L.**, s. unter Gewebe.

Péterfi, M., Über abnorme Blüten von Ornithogalum Boucheanum (Kunth) Aschers. (Bot. Museumshefte [Bot. Múzeumi Füzetek]. *1916* [*1918*]. **2**, 71—85.)

—, s. unter Fortpflanzung und Vererbung.

Schlechter, R., Versuch einer natürlichen Neuordnung der afrikanischen angraekoiden Orchidaceen. (Beih. bot. Centralbl. II. Abt. *1918*. **36**, 62—181.)

Wille, N., Atragene sibirica L. vildtvoxende i Norge. (Bot. Notiser. *1917*. 241—255.)

Zipp, C. van, Beiträge zur Kenntnis der Zingiberaceen. (Rec. trav. bot. néerland. *1917*. **14**, 127—143.)

Pflanzengeographie. Floristik.

Becker, W., s. unter Angiospermen.

Bornmüller, J., s. unter Angiospermen.

Braun-Blanquet, J., Eine pflanzengeographische Exkursion durchs Unterengadin und in den schweizerischen Nationalpark. (Pflanzengeogr. Kommission d. schweiz. natf. Ges.; Beitr. zur geobot. Landesaufnahme. 4. Beigelegt d. Ber. d. schweiz. bot. Ges. *1918*. Heft 26, 80 S.)
Györffy, J., Über das Vorkommen der Eibe in dem Bedellöer Gebirge. (Bot. Museumshefte [Bot. Múzeumi Füzetek]. *1916* [*1918*]. **2**, 54—59.)
Hesselbo, A., s. unter Moose.
Hofsten, N. v., Zur älteren Geschichte des Diskontinuitätsproblems in der Biogeographie. (Zoolog. Annalen. *1916*. **7**, 197—352.)
Østrup, E., s. unter Algen.
Rosenvinge, K., und **Warming, E.**, The botany of Iceland, II. Teil, 3 und 4. Copenhagen, J. Frimodt. *1918*. 347—668.
Schlechter, R., s. unter Angiospermen.
Schoenau, K. v., Neuere Beobachtungen über die Zellkryptogamenflora Bayerns. (Kryptogam. Forschungen. *1918*. Nr. 3, 167—187.)

Palaeophytologie.

Kräusel, R., Welche Ergebnisse liefert die Untersuchung tertiärer Pflanzenreste? (Naturw. Wochenschr. *1918*. **17**, N. F., 209—213.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

Boas, F., Zur Kenntnis des Rußtaues der Johannisbeere und verwandter Erscheinungen. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. *1918*. **28**, 114—116.)
Ewert, R., Das Anthrazen als pflanzenschädlicher Bestandteil des Teeres. (Jahresber. Ver. f. angew. Bot. *1917*. **15**, 170—172.)
Gertz, O., s. unter Gewebe.
Killer, J., Versuche über die Eignung des essigsauren Kupfers zur Bekämpfung des Steinbrandes. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. *1918*. **28**, 106—109.)
—, Wurzelbrandbekämpfungsversuche bei Runkelrüben mit essigsaurem Kupfer im Vergleich mit anderen Beizmitteln. (Ebenda. 109—111.)
Péterfi, M., s. unter Angiospermen.
Schaffnit, E., und **Voß, G.**, Versuche zur Bekämpfung des Kartoffelkrebses im Jahre 1917. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. *1918*. **28**, 111—114.)
Weiß, J. E., Einfluß der Witterungsverhältnisse auf das Auftreten von Pflanzenkrankheiten und tierischen Schädlingen. (Ebenda. 116—142.)
Wieler, Die Grenzkonzentration für die Schädigung der Vegetation durch schweflige Säure. (Ebenda. 97—106.)

Angewandte Botanik.

Bruijning, F. F., Die Entwicklung der Technik der mikroskopischen Untersuchung der Kraftfuttermittel an den Niederländischen Reichs-Versuchsstationen während der letzten 25 Jahre mit besonderer Berücksichtigung der Leinkuchen. (Jahresber. f. angew. Bot. *1917*. **15**, 114—158.)
Heiduschka, A., Über Kaffee-Ersatzmittel. (Ebenda. 161—170.)
Bühler, A., Der Waldbau nach wissenschaftlicher Forschung und praktischer Erfahrung. I. Bd. Stuttgart, E. Ulmer. *1918*. 662 S.
Caron-Eldingen, Die Verbesserung der Getreidearten. Berlin, P. Parey. *1918*. 56 S.
Gilg, E., Ein Gutachten zur Teefrage. (Jahresber. Verein f. angew. Bot. *1917*. **15**, 89—114.)
Heinze, B., Die Fettbildung durch niedere pflanzliche Organismen und ihre gewerbliche Verwertung. (Ebenda. 1—8.)
—, Einiges über die Massengewinnung von Hefe als sog. Mineralhefe und ihre volkswirtschaftliche Bedeutung als Nahrungs- und Futtermittel. (Ebenda. 44—53.)

Huß, H., Die Eijkmansche Gärprobe. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. *1918*. **48,** 295—321.)
Koch, A., Stickstoffversorgung in der Kriegszeit. (Jahresber. Ver. f. angew. Bot. *1917*. **15,** 53—65.)
Kroemer, K., Die Rebe in der Kriegszeit. (Ebenda. 65—80.)
Naumann, A., Unsere Feldunkräuter in ihrer Beziehung zum Futter, insbesondere die Bestimmung ihrer Früchte und Samen. Berlin, A. Hirschwald. *1918*. 49 S.
Nolte, O., Über die Wirkung der Kali-Endlaugen auf Boden und Pflanze. Berlin, P. Parey. *1918*. 114 u. 69 S. (Ohne Tabellen in Landwirtsch. Jahrbücher. *1918*. **51.**)
Pfeiffer, T., Der Vegetationsversuch als Hilfsmittel zur Lösung von Fragen auf dem Gebiete der Pflanzenernährung, unter besonderer Berücksichtigung der Sand- und Bodenkulturen in Gefäßen. (23 Abb.) Berlin, P. Parey. *1918*. 283 S.)
Schwede, R., Über die Lupinenfaser. (Jahresber. Ver. f. angew. Bot. *1917*. **15,** 80—89.)

Personal-Nachrichten.

Dr. Kurt Noack habilitierte sich an der Universität Straßburg i. Els. für Botanik.

An der technischen Hochschule in Stuttgart hat sich Dr. Georg Lakon für Botanik habilitiert.

Am 14. Oktober starb in Heidelberg Prof. Dr. Georg Klebs.

Preisaufgabe.

Die kgl. preuß. Akademie d. W. stellt für das Jahr 1922 folgende Preisaufgabe:

»Sekundäre Geschlechtsmerkmale sind im Tierreich allgemein verbreitet. Für das Pflanzenreich liegen nur wenige und zum Teil widersprechende Angaben darüber vor, wie weit die Geschlechter diözischer Arten an morphologischen, anatomischen und physiologischen Merkmalen der vegetativen Organe unterschieden werden können. Es sollen die vorhandenen Angaben kritisch gesammelt und unsere Kenntnisse durch neue Untersuchungen fester begründet und erweitert werden.«

Der ausgesetzte Preis beträgt fünftausend Mark.

Die Bewerbungsschriften sind bis zum 31. Dezember 1921 im Bureau der Akademie, Berlin NW 7, Unter den Linden 38, einzuliefern, wo auch weitere Auskunft erteilt wird.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.

I.



bei 12° 24° 5° 12° 24° 5° 5° 12° 5° 24° 1° 12° 24° 1° 1° 12° gekeimt.
am 10. 10. 10. 16. 17. 17. 23. 23. 30. 30. 3. 5. 7. 10. 13. 13. aufgelaufen.
März April

II.

bei 12° 24° 5° 12° 24° 5° 5° 12° 5° 24° 1° 12° 24° 1° 1° 12° 5° 24° 12° 5
am 10. 10. 10. 16. 17. 17. 23. 23. 30. 30. 3. 5. 7. 10. 13. 13. 13. 14. 20. 2
März April

III.



bei 12° 24° 5° 12° 24° 5° 5° 12° 5° 24° 1° 12° 24° 1° 1° 12° 3° 24° 12° 5°
am 10. 10. 10. 16. 17. 17. 23. 23. 30. 30. 3. 5. 7. 10. 13. 13. 13. 14. 20. 20
März April

IV.



bei 12° 24° 5° 12° 24° 5° 5° 12° 5° 24° 1° 12° 24° 1° 1° 12° 5° 24° 12°
am 10. 10. 10. 16. 17. 17. 23. 23. 30. 30. 3 5. 7 10. 13. 13. 13. 14. 20. 2
März April

Entwicklung des Petkuser Winterroggens
in Abhängigkeit von der Keimungstemperatur
und Zeitpunkt des Auflaufens.

Abb. I. photographiert am 27. Mai.
Abb. II. „ „ 8. Juni.
Abb. III. „ „ 27. Juni.
Abb. IV. „ „ 26. Juli.

Näheres im Text (S. 426).



24⁰ 5⁰ gekeimt.
25. 28. aufgelaufen.



1⁰ 5⁰ 12⁰ 24⁰ 1⁰ 5⁰ 12⁰ 24⁰ 5⁰ gekeimt.
. 28. 1. 5. 7. 8. 11. 12. 18. aufgelaufen.
Mai



24⁰ 5⁰ 12⁰ 24⁰ 1⁰ 5⁰ 12⁰ 24⁰ 5⁰ 12⁰ 24⁰ 1⁰ 12⁰ 24⁰ 5⁰ 12⁰ gekeimt.
25. 28. 1. 5. 7. 8. 11. 12. 18. 18. 19. 19. 25. 26. 1. 1. aufgelaufen.
Mai Juni

ier in Jena.

I.



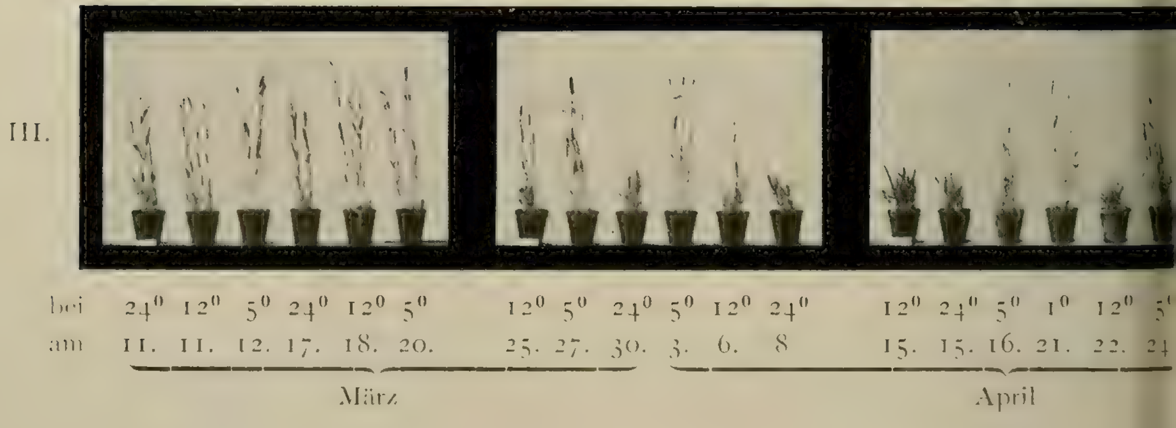
bei 24^0 12^0 5^0 24^0 12^0 5^0 12^0 5^0 24^0 5^0 12^0 24^0 gekeimt.
am 11. 11. 12. 17. 18. 20. 25. 27. 30. 3. 6. 8. aufgelaufen.
März April

II.



bei 24^0 12^0 5^0 24^0 12^0 5^0 12^0 5^0 24^0 5^0 12^0 24^0 12^0 24^0 5^0 1^0 12^0
am 11. 11. 12. 17. 18. 20. 25. 27. 30. 3. 6. 8. 15. 15 16. 21. 22. 2
März April

III.



bei 24^0 12^0 5^0 24^0 12^0 5^0 12^0 5^0 24^0 5^0 12^0 24^0 12^0 24^0 5^0 1^0 12^0 5
am 11. 11. 12. 17. 18. 20. 25. 27. 30. 3. 6. 8 15. 15. 16. 21. 22. 2
März April

IV.



bei 24^0 12^0 5^0 24^0 12^0 5^0 12^0 5^0 24^0 5^0 12^0 24^0 12^0 24^0 5^0 1^0 12
am 11. 11. 12. 17. 18. 20. 25. 27. 30. 3. 6. 8. 15. 15. 16. 21. 22.
März April

Entwicklung von Friedrichswerther Mammuth Wintergerste in Abhängigkeit von der Keimungstemperatur und Zeitpunkt des Auflaufens.

Abb. I.	photographiert	am	27. Mai.
Abb. II.	„	„	8. Juni.
Abb. III.	„	„	27. Juni.
Abb. IV.	„	„	26. Juli.

Näheres im Text (S. 431).

imt.
laufen.



24⁰ 5⁰ 12⁰ 1⁰ 24⁰ gekeimt.
26. 1. 2. 6. 6. aufgelaufen.
Mai



24^0 5^0 12^0 1^0 24^0 5^0 24^0 1^0 12^0 12^0 5^0 24^0 5^0 12^0 24^0 5^0 1^0 gekeimt.
26. 1. 2. 6. 6. 11. 12 13. 13. 20. 20. 20. 27. 27. 27. 3. 3. aufgelaufen.
Mai Juni

Über reziproke Bastarde zwischen Epilobium roseum und parviflorum.

Von

Ernst Lehmann.

Mit 7 Abbildungen im Text.

Schon im Sommer 1913 hatte ich begonnen, Kreuzungsversuche mit Epilobiumarten anzustellen. Durch den Krieg wurden diese Arbeiten dann plötzlich unterbrochen, bis es mir 1917[1] wieder gelang, in größerem Umfange an dieselben heranzutreten. Ich möchte zunächst über ein bei diesen Versuchen gewonnenes Resultat kurz berichten.

Es ist verwunderlich, daß neben den ungeheuer zahlreichen Bastardierungsuntersuchungen, in der Gattung Oenothera, in neuerer Zeit nur sehr wenige Versuche mit Epilobium ausgeführt wurden, um so mehr, als die Bastarde der Gattung Epilobium zu den bekanntesten Bastarden Mitteleuropas gehören. Die neuere hybridologische Literatur über Epilobium umfaßt nur wenige Arbeiten. Einmal hat Compton (1911 und 1913) einige Kombinationen ausgeführt und die aus den Kreuzungen hervorgehenden Bastarde mit den älteren verglichen. Es handelt sich um E. hirsutum ♀ × adnatum f. stenophylla ♂, E. adnatum ♀ × montanum ♂,

[1]) Diese, wie andere Züchtungsversuche konnte ich während der Jahre 1916 und 1917 in dem Garten der Herren Banzenmacher und Bader zu Ulm anstellen. Für die generöse Art, in welcher diese Herren die ganze Zeit über die Einrichtungen ihres Gartens und das nötige Land zu meiner Verfügung stellten, sage ich ihnen auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank. Auch danke ich noch sehr Herrn Sanitätsrat Dr. Klemm, welcher die Freundlichkeit hatte, mich mit Herrn Banzenmacher bekannt zu machen.

hirsutum ♀ × montanum ♂ und reziprok, montanum ♀ × parviflorum ♂, hirsutum ♀ × parviflorum ♂. Wir kommen auf einige Einzelheiten dieser Untersuchungen weiter unten noch zurück. Weiter hat Holden (1916) über die Pollensterilitätsverhältnisse von E. angustifolium einige interessante Mitteilungen gemacht, die uns aber in diesem Zusammenhange nicht beschäftigen werden.

Schon seit langer Zeit waren indessen zahlreiche Epilobienbastarde in der freien Natur bekannt. In Fockes Pflanzenmischlingen und in der großen Epilobiummonographie Haussknechts findet man alles Wissenswerte darüber zusammengestellt. Haussknecht hatte auch schon künstliche Bastardierungen ausgeführt, über welche aber m. W. keine detaillierten Angaben gemacht worden sind. Es heißt nur auf S. 26 der genannten Monographie: Inzwischen in dieser Richtung vom Verf. ausgeführte Kreuzungsversuche sind noch nicht soweit gediehen, um jetzt schon darüber berichten zu können.

Ich möchte auf die frühere Literatur über die Epilobienbastarde an dieser Stelle auch nicht weiter eingehen, als es zum Verständnis des Folgenden notwendig ist. Zu diesem Zweck müssen wir hauptsächlich zwei Fragen in der früheren Literatur verfolgen: 1. Was ist über F_1 von Epilobienbastardierungen mit Hinblick auf die reziproke Verwendung beider Elternarten bekannt? 2. Welche Untersuchungen liegen über die Kreuzung E. roseum × parviflorum und reziprok vor?

1. Die F_1 von Epilobienbastarden mit Hinblick auf die reziproke Verwendung beider Eltern.

Betrachten wir die Angaben über die Epilobienbastarde, so fällt uns ganz allgemein auf, daß die Vielförmigkeit bzw. Verschiedenheit der F_1 hervorgehoben wird. Es würde zu weit führen, das im einzelnen hier darzulegen. Ein Blick in Fockes Pflanzenmischlinge oder Haussknechts Monographie beweist das Gesagte zur Genüge. Die Verschiedenheit der Bastarde zwischen zwei Arten wird häufig auf die Vielförmigkeit der Elternarten oder auf Kreuzungen zwischen Bastard und Elternart zurückgeführt.

In einigen Fällen trifft man aber auch auf die Angabe, daß zwei auffallend verschiedene Kreuzungsresultate beobachtet wurden, von denen dann der eine Bastard meist mehr der einen, der andere mehr der anderen zur Kreuzung benützten Art ähnelt. Ich erwähne hier beispielsweise E. alsinefolium × roseum (Haussknecht S. 171) und E. Lamyi × parviflorum (S. 111). Zwischen den letzteren beiden Arten hatte auch früher schon Schultz zwei sehr verschiedene Bastarde beschrieben. Worauf es beruhen könnte, daß das eine Mal der Bastard mehr der einen, das andere Mal mehr der anderen Art gliche, wurde in diesen Fällen nicht erörtert.

Dagegen wurden in mehreren Fällen reziproke Kreuzungen zwischen denselben Epilobiumarten angestellt. Das Ergebnis war für die einzelnen Fälle sehr verschieden. Zunächst berichtet Haussknecht über einige reziproke Bastardieruugen, bei denen die reziproken Bastarde nicht zu unterscheiden waren. Ich führe die betreffende Stelle im Original an (S. 27): »So bemerkte ich vor einigen Jahren auf dem Ettersberg bei Weimar an einer Stelle einen reichästigen Stock von E. Lamyi, umgeben von tausenden von Individuen des E. montanum. Im Sommer des nächsten Jahres fand ich an derselben Stelle gegen 20 sich völlig ähnliche Exemplare von E. Lamyi × montanum, die sämtlich durch Befruchtung des einzig vorhanden gewesenen E. Lamyi durch E. montanum entstanden sein konnten. Denselben Bastard stellte ich künstlich her, indem ich an derselben Stelle gewisse bezeichnete Blüten von E. montanum durch E. Lamyi befruchtete. Die in der Nähe bewirkte Aussaat ergab Individuen, welche ich in nichts von den ersteren unterscheiden konnte. Denselben Versuch stellte ich auch mit E. parviflorum und montanum an, um beide Verbindungen zu erhalten, jedoch ergaben die aus den Samen von E. parviflorum befruchtet mit E. montanum hervorgegangenen Pflanzen nahezu das gleiche Resultat, wie die aus E. montanum befruchtet mit E. parviflorum erzeugten, wenigstens fühle ich mich nicht imstande, die unbedeutenden Nuancen durch Worte auszudrücken.«

Ob wirklich die beiden reziproken Kreuzungen in diesen beiden Fällen einander durchaus glichen, wäre wohl noch nachzuprüfen. Im ersten obengenannten Falle sollte man ja, wenn

reziprok verschiedene Bastarde auftreten, bei der Verschiedenheit der beiden Eltern auch bedeutendere Differenzen der beiden reziproken Kreuzungen annehmen. Im Falle der Kreuzung parviflorum × montanum, wo die beiden Eltern einander schon recht nahe stehen, dürften die reziproken Bastarde aber wohl auch nicht weit voneinander getrennt sein. Ich habe den Bastard E. montanum × parviflorum erzogen und kann mir danach wohl vorstellen, daß zwei verschiedene Bastarde hier nicht leicht zu unterscheiden sein werden.

Nach de Vries (Mut. th. II, S. 72) hat sodann Rolfe (Journ Hort. Soc. vol. 24, S. 182) die reziproken Bastarde von E. tetragonum und montanum ausgeführt. Die Mischlinge waren intermediär und die Reziproken voneinander nicht zu unterscheiden.

Nun hatte aber Haussknecht auch schon andere Erfahrungen bei reziproken Kreuzungen gemacht. In Fockes Pflanzenmischlingen berichtet dieser Autor auf Grund von Angaben Haussknechts das Folgende: E. hirsutum L. × Tournefortii Michal. ist von Haussknecht in beiden Kreuzungsformen künstlich erzeugt worden, die 8 Exemplare waren untereinander ungleich, schienen jedoch jedesmal der mütterlichen Stammart ähnlicher zu sein. Hiernach schienen also reziprok verschiedene Bastarde zwischen diesen beiden Arten erzielt worden zu sein. Haussknecht berichtet später nichts mehr über diese Bastarde.

Um so interessanter ist es, daß Compton bei dem einzigen Epilobiumbastard, den er in beiden Richtungen herstellte, E. hirsutum × montanum Differenzen zwischen den beiden reziproken Bastarden feststellen konnte. Da die Sachlage in diesem Falle aber nach verschiedenen Richtungen noch nicht völlig geklärt ist, gehen wir einstweilen auf diese Daten nicht näher ein.

Etwas Weiteres habe ich über reziproke Epilobienkreuzungen in der Literatur nicht gefunden.

2. E. parviflorum × roseum und reziprok.

Bastarde zwischen E. roseum und parviflorum sind schon lange beschrieben worden und gehören zu den häufigsten Epilobiumbastarden. Die Beschreibungen aber, welche uns von systematischer Seite geliefert wurden, sind zumeist sehr mager und

bieten wenig Bedeutsames. Auf einige Ausnahmen werden wir später zurückkommen. Die Literatur über die systematischen Daten findet sich bei Haussknecht S. 72 zusammengestellt. Dort findet man auch eine eingehende Beschreibung des Bastardes E. parviflorum × roseum als Ganzes, welche ich hier wörtlich folgen lassen werde.

„Das mehr oder weniger verlängerte Rhizom treibt anfangs kurze, gedrungene Rosetten, die sich später kurz stolonenartig verlängern und mit wenigen kurzen Innovations-Blattpaaren besetzt sind; dieselben halten in der Gestalt und Größe die Mitte zwischen den sitzenden, breiten, kleinen des E. roseum und den in den Blattstiel allmählich verschmälerten, schmalen und langen Innovationsblättern des E. parviflorum. Bei E. parviflorum näherstehenden Formen ist der Stengel stielrund und mit nur undeutlichen Linien belegt, die meist das folgende Internodium nicht erreichen, mit angedrückten, kleineren und abstehenden längeren Haaren zerstreut bestanden, die im Blütenstande mit mehr oder weniger häufigen Drüsenhaaren vermischt sind; mehr zu E. roseum neigende Formen zeigen deutlichere, bis zum nächsten Internodium herablaufende Linien, weniger lange, aber mehr angedrückte Haare, im Blütenstande reichlichere Drüsenhaare, bei Beginn der Blüte ist bei ersteren Formen der Stengel an der Spitze aufrecht, bei letzteren etwas nickend. Die Blätter sind entweder breit länglich lanzettlich, fein ausgeschweift gezähnelt, an der Basis plötzlich in den breiten, kurzen Blattstiel verschmälert, namentlich die oberen von abstehenden feinen Haaren schwach flaumig, oder bei E. roseum näher stehenden Formen mehr oblong-elliptisch, beiderseits verschmälert, schärfer gezähnelt, länger gestielt und kahler, nicht selten rotbraun überlaufen, unterseits stärker geadert, die oberen Blätter sind lanzettlich, mit keilig verschmälerter Basis und deutlich gestielt. Die beim Aufblühen blassen, dann rosenroten Blüten sind aufrecht oder übergeneigt, in der Größe die Mitte zwischen beiden Arten haltend, die Kelchzipfel sind etwas breiter als bei E. roseum und mit längeren und drüsentragenden Haaren mehr oder weniger reichlich bestanden. Narbe etwas kopfig, kurz und breit, mit 4 aufrechten, zusammengeneigten oder sehr wenig abstehenden Zipfeln. Kapsel mit abstehenden längeren und angedrückten

kürzeren Haaren mit Drüsenhaaren untermischt bestanden, namentlich die unteren meist unentwickelt, die oberen kürzer und dünner als bei den Arten und mit nur wenigen, ausgebildeten, aber sterilen Samen.«

Man erkennt deutlich das wechselweise Neigen nach der einen oder anderen Form.

Zwischen denselben beiden Arten beschreibt dann Schultz zwei scharf unterschiedene Bastarde, von denen er den einen als parvifloro-roseum, den andern als roseo-parviflorum benennt. Leider konnte ich seine betreffende Arbeit derzeit noch nicht einsehen, so daß ich die dort beschriebenen Bastarde nicht mit den von mir erhaltenen vergleichen konnte. In seiner Phytostatik gibt er nur die Namen ohne Beschreibungen.

Eigene Untersuchungen.

Ich habe im Jahre 1917 zwischen typischem Epilobium parviflorum und Epilobium roseum Kreuzungen in den beiden Richtungen angestellt. Beide Arten stammen aus der Umgegend von Ulm. E. parviflorum sammelte ich in Wiesengräben bei Neu-Ulm; E. roseum stammt aus der Friedrichsau bei Ulm. Beide wurden in den Garten übergeführt und dort in Töpfe versetzt. Die Blüten wurden in Gazebeuteln isoliert. Die Kastration wurde am Tage vor stattfindender Bestäubung ausgeführt. Die Bestäubung machte niemals die geringsten Schwierigkeiten. Über die reifenden Schoten wurde ein Gazefinger gezogen. damit die Samen beim Öffnen nicht davonflogen. Es wurden Kreuzungen zwischen einer Anzahl roseum- und parviflorum-Pflanzen angestellt. Ich erhielt gute Samen.

Im nächsten Frühjahre (1918) wurde ein Teil dieser Samen im Versuchshause des botan. Gartens Tübingen ausgesät. Ich habe, da ich zunächst vorläufige Versuche anstellen wollte, die Samen nicht darauf geprüft, ob sie alle oder nur zum Teil keimten, was ja nach den neueren Untersuchungen an Oenotheren in Zukunft wohl auszuführen wäre. Ich habe die aufgehenden Pflanzen pikiert und in gesonderte Töpfe verpflanzt, welche dann im Freien auf Beete gestellt wurden.

Zur Aussaat kamen die Samen aus folgenden Kreuzungen bzw. Selbstbestäubungen.

E. 1802 parviflorum IId × roseum,
E. 1803 „ II5 × roseum,
E. 1805 „ selbstbestäubt,
E. 1806 roseum × parviflorum II,
E. 1807 parviflorum IIe × roseum,
E. 1809 roseum 9,5 × parviflorum II,
E. 1810 roseum 9,3 × „ II,
E. 1811 parviflorum II,2 × roseum,
E. 1818 roseum selbstbestäubt.

Zu meiner nicht geringen Überraschung zeigte sich nun beim Heranwachsen der Bastarde sehr bald, daß ich in den beiden reziproken Kreuzungen zwei völlig verschiedene Pflanzentypen erzielt hatte. Ich möchte dieselben nun im folgenden beschreiben, abbilden und mit ihren Elternarten vergleichen.

Die Elternarten.

Jede gute Flora liefert die Beschreibung der beiden verwendeten Arten. (Vgl. dazu auch Schmalhausen, Bot. Zeitung 1875, S. 470 und Haussknechts Monographie.) Obwohl die von mir verwandten Exemplare sich als durchaus typisch erwiesen, möchte ich doch, direkt nach diesen Pflanzen, die Hauptcharaktere derselben, welche besonders im Bastarde wichtig werden, hier nochmals kurz und übersichtlich zusammenstellen.

Stengel

parviflorum	roseum
aufrecht bis aufsteigend, besonders die Seitenäste. Am Ende mit den Knospenstielen steif aufrecht, keine herablaufenden Linien.	steif, aufrecht, auch in den Zweigen. Am Ende mit den Knospenstielen abwärts gekrümmt. Herablaufende Linien am Stengel.

Behaarung

parviflorum	roseum
unterwärts zottig mit längeren abstehenden Haaren und sparsam eingestreuten kürzeren drüsentragenden Haaren. Nach oben wird die Behaarung geringer und tritt häufig ganz zurück.	unterwärts ziemlich kahl, oberwärts mit zahlreichen, kurzen drüsentragenden und anliegenden drüsenlosen Haaren, einen dichten Pelz bildend.

Blätter

länglich-eiförmig, die unteren sehr kurz gestielt, die oberen sitzend. Größte Breite nach der Basis, dort plötzlich abgerundet. Zähnung oft etwas geschweift. Nervatur an der Unterseite nicht stark vortretend. Blatt ziemlich glatt.

länglich-eiförmig, deutlich gestielt. Größte Breite in der Mitte, nach der Basis nach und nach in den Blattstiel verschmälert. Scharfe, kleine, viel feinere Zähnchen als bei parviflorum. Dunkler, stumpfer grün. Nerven auf der Unterseite stark hervortretend. Blatt rauh.



Abb. 1. E. parviflorum.



Abb. 2. E. roseum.

Blütenknospen

eirund, etwas abgestumpft.

eirund, kurz zugespitzt.

Blüten

5—10 mm lang, wie die Knospen vor dem Erblühen aufrecht; Blütenblätter zu Beginn hell,

5—6 mm lang, wie die Knospen vor dem Erblühen herabgebogen. Blütenblätter weiß-

dann dunkler rosa, 1/3—1/2 mal länger als die Kelchblätter; etwas stumpf. Narbe tief 4-spaltig, die Lappen aufrecht abstehend.	lich bis rosa, wenig länger als der Kelch. Kelchblätter spitzig. Narbe keulig, an der Spitze verbreitert, ungeteilt.

Kapsel

6—8 cm lang, sparsam behaart, mit anliegenden drüsenlosen und eingestreuten kurzen drüsentragenden Haaren.	5—6,5 cm lang, dicht grau behaart, von zahlreichen anliegenden drüsenlosen und drüsentragenden abstehenden Haaren.

Samenzahl

190—200.	ca. 150.

Untersuchen wir nunmehr die Bastarde auf ihre Eigenschaften und vergleichen sie mit ihren Eltern wie untereinander.

Ich habe die beiden reziproken Bastarde mit Namen belegen müssen, da es mir nicht möglich war, mit Sicherheit



Abb. 3. roseum. rigidum. curvatum. parviflorum.

meine Bastarde mit den früher in der freien Natur aufgefundenen und mit spärlichen Diagnosen versehenen Bastarden zu identifizieren. Ich nenne die Form parviflorum × roseum wegen des steif aufrechten Wuchses und der aufrechten Knospen- und Blütenstiele, zugleich in Anlehnung an die de Vriessche Benennung bei Oenothera, rigidum, die Form mit an der Spitze

abwärts gebogenem Stengel und abwärts gebogenen Knospen bzw. Blütenstielen curvatum. Die Charaktere verteilen sich nun wie folgt:

Stengel

rigidum	curvatum
steif aufrecht, auch in den Zweigen. Am Ende mit Knospen- und Blütenstielen aufrecht. Leisten am Stengel undeutlich.	aufrecht bis bogig aufsteigend. Vorzüglich in den Zweigen. Am Ende herabgebogen, aber weniger stark als bei roseum, desgl. die Knospen und jungen Blütenstiele. Leisten undeutlich.

Behaarung

rigidum	curvatum
unterwärts ziemlich kahl, oberwärts dicht mit kurzen anliegenden drüsenlosen und abstehenden drüsentragenden Haaren grau befilzt.	unterwärts ziemlich kahl, oberwärts bei weitem weniger dicht behaart als rigidum und roseum. Die anliegenden drüsenlosen und die abstehenden drüsentragenden Haare viel sparsamer.

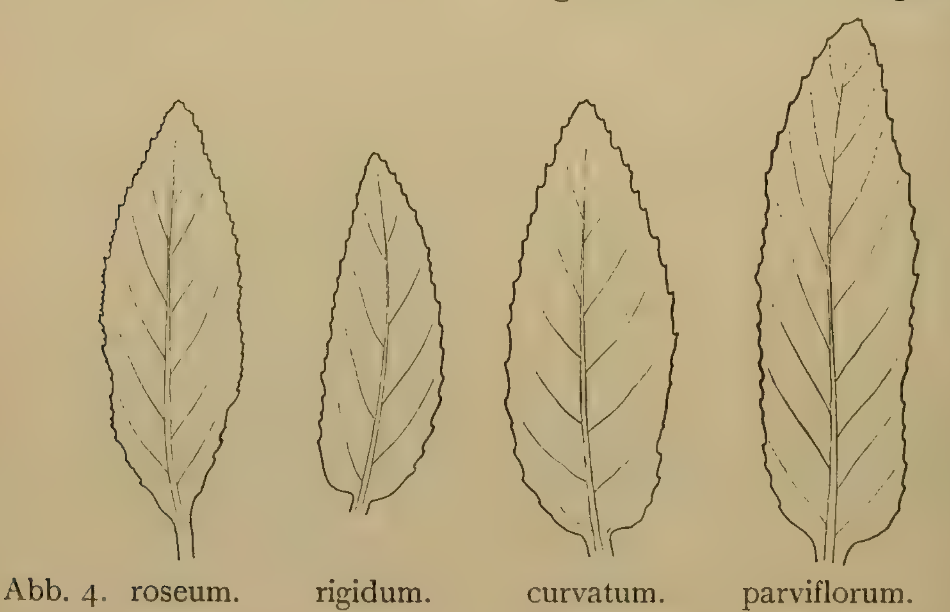


Abb. 4. roseum. rigidum. curvatum. parviflorum.

Blätter

rigidum	curvatum
intermediär, größte Breite im unteren Drittel, nach unten ziemlich plötzlich zusammengezogen. Kurzer Blattstiel. Nervatur auf der Unterseite	intermediär, größte Breite im unteren Drittel. Nach unten ziemlich plötzlich zusammengezogen. Kurzer Blattstiel. Nervatur an der Unterseite

stark hervortretend, ähnlich roseum. Auch die Farbe ist dunkel stumpfgrün.

weniger stark hervortretend als bei rigidum. Zähnung weniger scharf als bei rigidum.

Blütenknospen

intermediär.

intermediär.

Blüten

sehr klein, 4—5 mm wie die Knospen vor dem Erblühen steif aufrecht. Blütenblätter weißlich-rosa, so lang oder kürzer als der Kelch. Antheren verkümmert. Narbe seicht 4-spaltig, weiß, aus der Blüte hervorragend.

5—10 mm lang, die jungen Knospen und Blüten übergeneigt. Blütenblätter anfangs rosa, später rot, aber heller als bei parviflorum. $^1/_3$—$^1/_2$ mal so lang als der Kelch. Narbe mit 4 seichten Spalten, gelblich. Antheren entwickelt, mit teils verkümmerten Pollen.

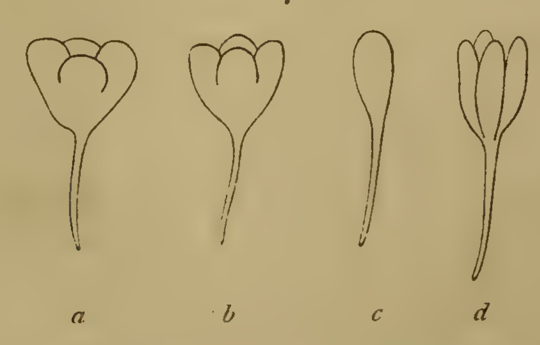


Abb. 5. *a* rigidum. *b* curvatum. *c* roseum. *d* parviflorum.

Kapsel

sehr kurz, 2,5—3 cm lang, dünn, beim Öffnen biegen sich die Klappen nicht oder nur wenig bogig zurück, sondern weichen nur an der Spitze wenig voneinander. Dicht graufilzig behaart wie roseum.

4,5—5 cm lang, beim Öffnen die Klappen bogig zurückgekrümmt. Behaarung spärlicher als bei rigidum, mehr an parviflorum erinnernd.

Samenzahl

35—40.

O (steril).

Betrachten wir die Charaktere unserer Bastarde näher, so zeigt sich zunächst unzweifelhaft, daß es sich hier um zwei ganz verschiedene Pflanzentypen handelt, in welchen die Charaktere der beiden Eltern in sehr verschiedener Weise gemischt sind und bei denen die Bastardeigenschaften, soweit es sich um Pollensterilität und taube Samen handelt, in sehr wechselndem Grade in die Erscheinung treten.

E. curvatum steht in ihren Blüten ziemlich in der Mitte zwischen beiden Eltern, etwas mehr wohl zu parviflorum neigend,

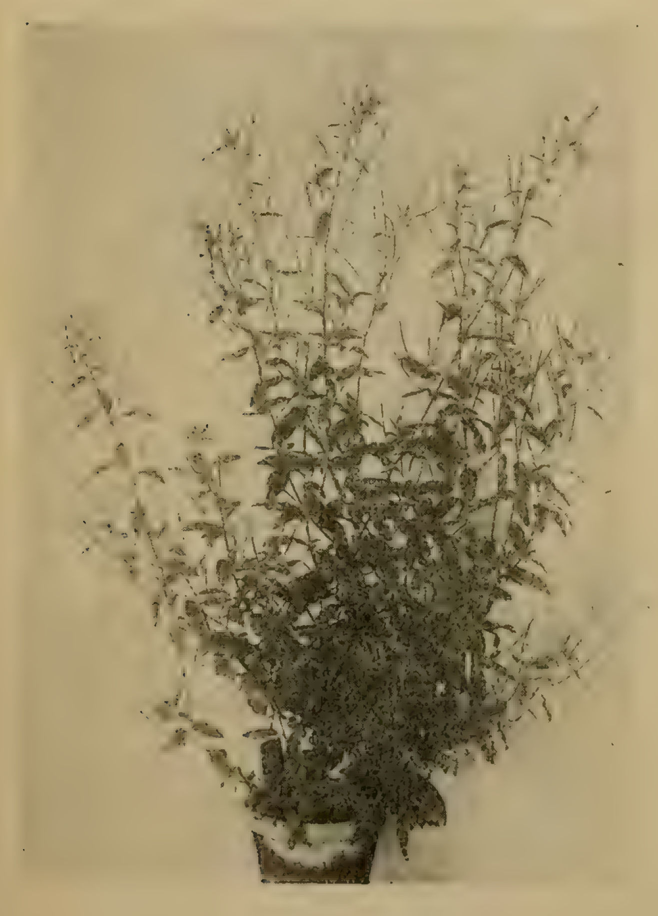


Abb. 6. E. curvatum.



Abb. 7. E. rigidum.

die vor dem Erblühen herabgebogenen Blütenstiele lassen aber den Einfluß von roseum erkennen, wenngleich die Eigentümlichkeit abgeschwächt ist. Die Narbenbeschaffenheit wiederum ist rein intermediär, während die Behaarung, die Nervatur usw. mehr nach parviflorum tendierten. Auch die Zähnung erinnert mehr an parviflorum als bei rigidum. In der Kapselgröße,

welche roseum noch nicht erreicht, spricht sich schon die erheblich geringere Fruchtbarkeit aus. Die Kapseln bilden aber bei freier Aufzucht im Garten noch eine Anzahl von Samen aus, allerdings nur den 3. bis 5. Teil, wie roseum. Die Antheren wurden wohl noch ausgebildet, aber mit reichlich verbildetem Pollen.

E. rigidum stellt eine durchaus fremdartige Formgestalt dar, welche wohl besonders durch die kleinen Blüten und die kurzen Kapseln zustande gebracht wird. Die Blüten sind noch kleiner als bei roseum, die Blütenblätter noch kürzer als die Kelchblätter, die weiße, seicht gefurchte Narbe ragt aus der Blüte hervor. Die stets steif aufrechten Blüten- und Knospenstiele lassen den Einfluß von parviflorum unverkennbar sein. Dagegen tendiert die steif aufrechte Haltung der Seitenäste, die Behaarung wieder stark nach roseum, so daß die Pflanze, abgesehen von den aufrechten Blütenstielen, mehr nach roseum als nach parviflorum hinzuneigen scheint.

Die Sterilität ist hier viel weitgehender als bei curvatum. Während dort immer noch $^1/_3$—$^1/_5$ des für roseum normalen Samengehaltes anzutreffen war, habe ich bei rigidum nie einen wohlgebildeten Samen auch bei freier Kultur im Garten in den Schoten angetroffen. Die Kapseln sind dementsprechend kaum über Fruchtknotenlänge herangewachsen, auch öffnen sie sich zumeist nicht durch Zurückrollen der Klappen, wie es noch E. curvatum tut. Sie spreizen ihre Klappen nur ein wenig an der Spitze. Die Antheren sind vollkommen verkümmert und enthalten durchaus keinen normalen Pollen mehr. Eine genauere Untersuchung ist im Gange.

Ich habe diese beiden Bastarde jedesmal mit völlig übereinstimmenden Merkalen, wie oben erwähnt, wiederholt hergestellt und erzogen. Ich erhielt von

		Exemplare
curvatum	1806	23
„	1809	3
„	1810	2
rigidum	1802	20
„	1803	2
„	1807	4
„	1811	3

Ob Kreuzungen zwischen anderem Ausgangsmaterial stets zu denselben Ergebnissen führen werden, bleibt abzuwarten. Nach Analogie mit Oenothera steht es nicht fest.

Von den in der Literatur aus früheren Zeiten vorliegenden Angaben über die Kreuzung der beiden Arten parviflorum und roseum lassen sich, wie schon gesagt, nur wenige mit den unsrigen in Beziehung bringen. Zunächst ist das unmöglich mit Laschs Angaben in Linnaea 1831, welcher dreierlei, aber wenig eingehend beschriebene Bastarde zwischen unseren Arten beschreibt. Ebensowenig nutzbar sind für uns die Angaben von Schmalhausen (1875, S. 524), Henniger (1879, S. 339), Celakovsky (1881, S. 882), Schultz, Grundzüge (1863, S. 47).

Dagegen scheint Haussknecht beide Formen gekannt zu haben. Einmal beschreibt er (1871, S. 135) ein parviflorum × roseum, welches unserem curvatum sicher sehr nahe kommt. Andererseits scheint unserem rigidum Haussknechts forma subapetala zu entsprechen, über welche er sagt: Blüten ohne Blumenblätter oder dieselben nur angedeutet und dann nicht länger als die Kelchzipfel, mit herausragender Narbe. Ob diese Charaktere aber bei subapetala mit den übrigen, bei unserem rigidum auftretenden Merkmalen gemeinsam vorhanden waren, läßt sich aus Haussknechts Beschreibung nicht entnehmen.

Mit der sicheren Feststellung reziprok verschiedener Bastarde bei Epilobium wird eine eingehendere Untersuchung von Epilobium mit Hinblick auf die neueren Oenotherenuntersuchungen naturgemäß von besonderem Interesse werden. Vor allem aber wird die Frage akut werden, inwieweit sich eventuell auch bei Epilobium »Mutationen« zeigen werden. Eine eingehende Untersuchung verschiedener Epilobiumkreuzungen habe ich in Angriff genommen.

Literatur.

1. Compton, Notes on Epilobium Hybrids. Journ. of Bot. 1911. S. 158—163.
2. —, Further Notes on Épilobium Hybrids. Ibidem. 1913. S. 79.
3. Focke, Pflanzenmischlinge. 1881.
4. Haussknecht, Beiträge zur Flora von Thüringen. Verh. d. bot. Vereins d. Prov. Brandenburg. 1871. **13,** 98.
5. —, Monographie der Gattung Epilobium. 1884.
6. Henniger, Flora. 1879.
7. Holden, Hybrids of the genus Epilobium. American Naturalist. 1916. **50,** 243—247.
8. Schmalhausen, Bot. Zeitung 1875. S. 524.
9. Schultz. Grundzüge einer Phytostatik der Pflanze. 1863.

Eigentümliche Ausgestaltung der Gefäßbündelscheide bei Eleocharis plantaginea.

Von

Ernst Schilling.

Mit 10 Abbildungen im Text.

In einem Warmhaus des hiesigen botanischen Gartens wird als Eleocharis plantaginea R. Br. eine Scirpoidee gezogen, deren Stengel bei einem Durchmesser von 3 bis 6 mm eine Länge von bis zu einem Meter erreichen können. Das Innere des Stengels wird von einem weiten, durch Diaphragmen in Abständen von 4 bis 6 mm septierten, zentralen Luftkanal durchzogen, den als ein nur etwa 0,4 mm breiter Ring das Gewebe umgibt. Auf einem mäßig vergrößerten Querschnitt durch die Mitte des Stengels sieht man, daß die Gefäßbündel von einer deutlichen, großzelligen Parenchymscheide umgeben und verschiedenartig orientiert sind: die Scheidenzellen ragen teils in den großen zentralen Luftkanal hinein, teils in kleinere, periphere Luftgänge (vgl. Abb. 1). Betrachtet man nun diese direkt an Luft angrenzenden Scheidenzellwände, so zeigt sich, daß sie keine glatte Struktur haben, sondern regelmäßig mit kleinen Fortsätzen besetzt sind, wie etwa ein Zahnrad mit kleinen Zähnchen. Bei stärkerer Vergrößerung ergibt sich folgendes: die Fortsätze sind 1 bis 3 μ breit und ragen 2 bis 3 μ weit über die Zellwand der Scheidenzelle hinaus in den Luftgang hinein (Abb. 2). Sie fallen auf durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen. Tangentiale Längsschnitte durch ein entsprechendes Stengelstück ergeben Bilder von überraschender Regelmäßigkeit und Zierlichkeit; den Fortsätzen entspreehend sind die Zellwände mit einem eigenartigen Netz versehen, wie es Abb. 3 zeigt: in der Längsrichtung der Zelle verlaufen im Abstand von etwa 4 bis 8 μ nebeneinander stark lichtbrechende, 1 μ dicke Leisten, die unter-

brochen werden von ebenfalls stark lichtbrechenden, länglich-ellipsenförmigen Gebilden. Bei stärkster Vergrößerung kann man meistens noch bemerken, daß der äußerste Rand dieser Gebilde ganz besonders helleuchtend erscheint, so daß sie wie Ösen aussehen (Abb. 4). Ihre Breite beträgt 2 bis 3 μ, ihre Länge meist 12 bis 16 μ, doch finden sich auch solche von etwas unregelmäßiger Form und Länge bis zu 60 μ. Eine Profilansicht zeigt Abb. 5. Reaktionen auf Holz oder Zellulose fallen negativ aus, ebenso alle anderen Färbungsversuche. Bei Betrachtung in Monobromnaphthalin zeichnen sich die Gebilde durch einen schönen rötlichen Glanz aus, wie ihn Küster (Über Kieselablagerungen im Pflanzenkörper, Ber. deutsch. bot. Ges. 1897, **15**, 137) als für verkieselte Körper charakteristisch angegeben hat. In der Tat bleiben sie mitsamt den dünnen Leisten nach Glühen auf Glimmerplättchen oder nach Glühen mit konzentrierter Schwefelsäure gut erhalten, so daß sie zweifellos als verkieselt zu betrachten sind.

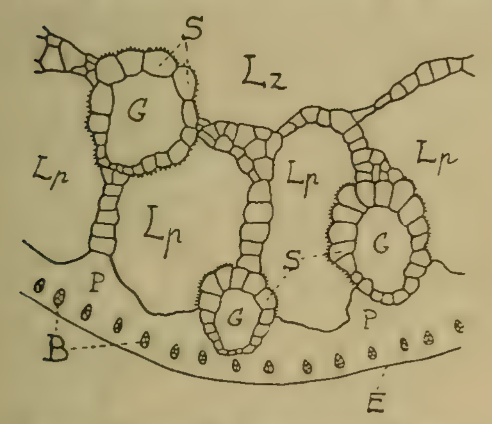
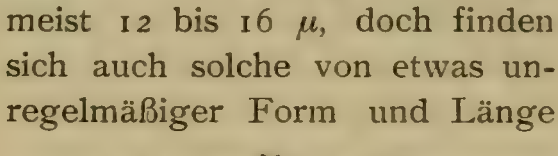


Abb. 1, Stengelquerschnitt. Vergr. 35 fach. *Lz* = zentraler Luftgang. *Lp* = periphere Luftgänge. *G* = Gefäßbündel. *S* = Scheidenzellen. *E* = Epidermis. *P* = Parenchym. *B* = Bastfaserbündel.



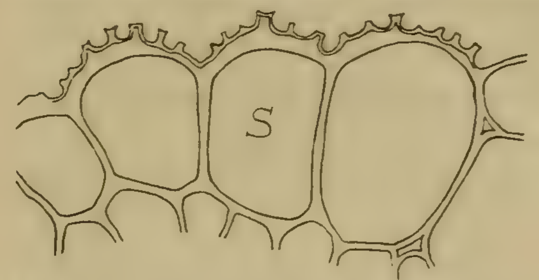


Abb. 2. Quergeschnittene Scheidenzellen (*S*). *L* = Luftgang. Vergr. ca. 406.

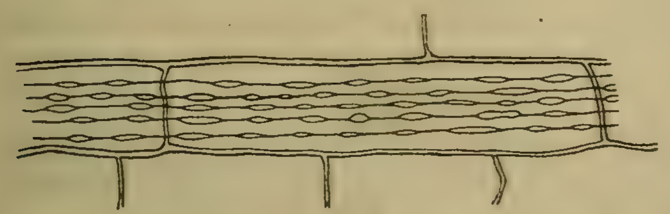


Abb. 3. Längsschnitt. Scheidenzelle mit Verkieselungen. Vergr. ca. 300.

Die Entwicklungsgeschichte dieser Gebilde ist recht eigenartig. Auf Querschnitten durch ganz junge Stengelpartien sieht man, daß die späteren Luftgänge noch vollständig von einem Sternparenchym ausgefüllt sind und daß die Anlagen der Gefäßbündel noch nichts von der Verkieselung erkennen lassen.

Wohl aber fällt auf, daß stets alle diejenigen Wandpartien der Scheidenzellen, die an das Sternparenchym grenzen, die also im erwachsenen Stengel die Kieselgebilde tragen würden, vom Sternparenchym getrennt sind durch kleine Zellen, wie es Abb. 6 zeigt. Ein entsprechendes Längsschnittbild stellt Abb. 7 dar. Es sind parenchymatische, farblose Zellen, die durchschnittlich nur 4 bis 8 μ breit und 8 bis 14 μ lang werden, während die dazugehörigen Scheidenzellen etwa 30 bis 40 μ breit und 180 bis 280 μ lang werden. Diese kleinen Zellen, die wir der Kürze halber als »Rindenzellen« bezeichnen wollen, umgeben wie

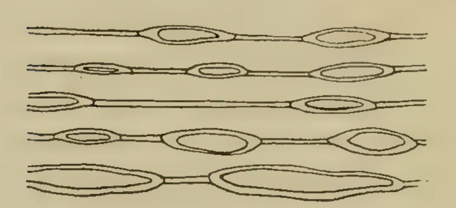


Abb. 4. Längsschnitt. Stück einer Scheidenzellwand mit Kieselkörpern. Vergr. ca. 580.



Abb. 5. Längsschnitt. Kieselkörper in Profilansicht. Vergr. ca. 406.

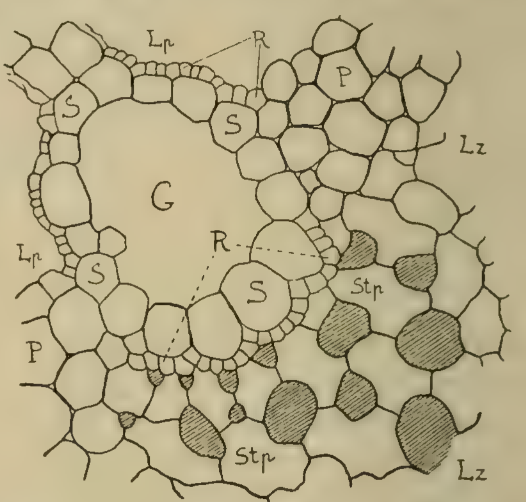


Abb. 6. Querschnitt durch jungen Stengel. G = Gefäßbündel. *S* = Scheidenzellen. *P* = Parenchym. *R* = Rindenzellen. *Lp* = bereits fertiger, peripherer Luftgang. *Lz* = zentraler Luftgang im Entstehen. *Stp* = Sternparenchym, dessen Interzellulargänge schraffiert sind.

ein schützender Mantel alle sonst an das Sternparenchym grenzenden jungen Scheidenzellen. Die Bedeutung der Rindenzellen scheint uns zunächst darin zu liegen, daß sie die jungen Scheidenzellen vor einer direkten Berührung mit dem Sternparenchym bewahren, dessen Zerreißung und Auflösung mechanische und chemische Veränderungen mit sich bringen könnte, gegen die die relativ dünne Wandung der jungen Scheidenzellen allein nicht gesichert wäre. Dafür spricht auch, daß diejenigen Scheidenzellen, die nicht an das Sternparenchym, sondern an die normalen, nicht zugrundegehenden Parenchymzellen stoßen, niemals mit Rindenzellen versehen sind; ferner der Umstand, daß die Rindenzellen nun auch wirklich die Zerstörung des Sternparen-

chyms überdauern und nicht etwa mit ihm zugleich aufgelöst werden. Wenn sich durch das Verschwinden des Sternparenchyms der große zentrale oder die kleinen peripheren Luftgänge gebildet haben, so sieht man alle an diese Lufträume grenzenden Wandteile der Scheidenzellen noch mit dem Mantel von Rindenzellen umgeben. Doch nur für kurze Zeit; bald treten

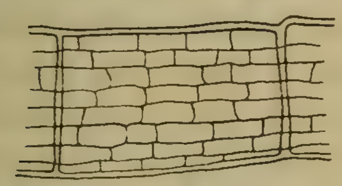


Abb. 7. Längsschnitt durch jungen Stengel, eine von »Rindenzellen« überlagerte Scheidenzelle zeigend. Vergr. ca. 406.

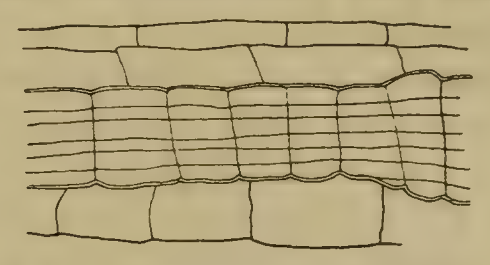


Abb. 9. Längsschnitt. Die Scheidenzellen sind nur noch mit Leisten überzogen. Vergr. ca. 200.

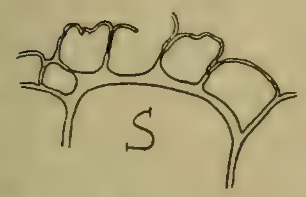


Abb. 8. Querschnitt. Die der Scheibenzelle *S* aufsitzenden Rindenzellen kollabieren. Vergr. ca. 580.

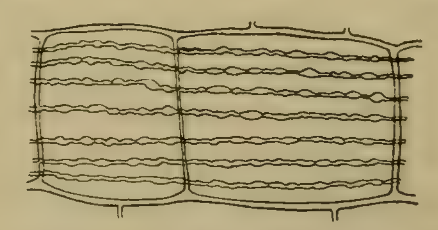


Abb. 10. Längsschnitt. Die Leisten werden verdickt. Vergr. ca. 406.

auch bei den Rindenzellen Veränderungen ein. Sie kollabieren und werden zum größten Teil aufgelöst, erhalten bleiben nur die senkrecht auf der Scheidenzellwand aufsitzenden, in der Längsrichtung verlaufenden Wände, und zwar auch diese nicht ganz, sondern nur als etwa 1 bis 2 μ weit über die Zellwand hervorstehende Leisten (vgl. Abb. 8). Im Längsschnitt erhält man dann also Bilder, wie sie Abb. 9 zeigt: nur in der Längsrichtung verlaufende, dünne Leisten sind der Scheidenzellwand aufgelagert. Bis zu diesem Stadium war von einer Verkieselung nichts zu bemerken, mit Chlorzinkjod färbten sich die Rindenzellen, sowohl die intakten als auch die kollabierten, violett. Wenn jetzt die Bildung der Kieselkörper einsetzt, so

kann sie, da von den Rindenzellen nichts mehr als die eben erwähnten Leisten übrig sind, nur von der anliegenden Scheidenzelle aus zentrifugal geschehen. Man sieht, wie die Leisten stärker lichtbrechend werden, wie sie an einzelnen Stellen, mehr oder weniger regelmäßig, punkt- bis ellipsenförmig verdickt werden (Abb. 10). Diese verdickten Knoten beginnen dann allmählich aufzuspalten, die anfangs dünne Spalte in ihrer Mitte nimmt langsam an Größe zu, und schließlich kommen die ellipsenförmigen Gebilde zustande, die wie kleine Ösen regelmäßig hintereinander gereiht sind. Wie die Mechanik dieses Vorgangs in ihren Einzelheiten beschaffen ist, darüber ließ sich nichts Genaueres feststellen. Die Gebilde sind offenbar als geschlossene, rings verkieselte Hohlkörper anzusehen, es konnten nämlich in ihrem Innern nach Ausglühen mit konzentrierter Schwefelsäure öfters schwarzgefärbte Substanzen bemerkt werden. Man könnte sich etwa vorstellen, daß zuerst in die Leisten eine Substanz, ein Sekret oder Gas, eingelagert wird, die sich ausdehnt und so das Anschwellen der Leisten bedingt. Bisweilen schienen die Gebilde vollständig massiv aus Kieselsäure zu bestehen, wenigstens konnte von einem Aufspalten der Leisten (Ösenbildung), sowie von schwarzgefärbten Überresten im Innern nach Ausglühen nichts bemerkt werden.

Die Bedeutung der fertigen Gebilde ist offenbar eine mechanische. Durch ihren reichen Gehalt an Kieselsäure und ihre eigenartige Verteilung auf der Zellwand vermögen sie die Scheidenzellen wesentlich zu festigen. Eine Funktion als transpirationshemmendes Mittel (vgl. Kohl, Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze, S. 303) dürfte hier schon deshalb nicht in Betracht kommen, weil die betreffenden Zellwände an geschlossene, an Feuchtigkeit reiche Hohlräume grenzen. — Bei Heleocharis palustris und H. uniglumis wurde diese Ausgestaltung der Gefäßbündelscheide nicht gefunden; auch Rikli (Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen mit besonderer Berücksichtigung der inneren Parenchymscheide, Jahrb. f. wiss. Bot., 1895, 27, S. 485) erwähnt ihrer nicht.

Münster i. W., Botanisches Institut der Universität.

Besprechungen.

Über neuere Oenotherenarbeiten.

Sammelreferat von Ernst Lehmann (Tübingen).

Es sind in dieser Zeitschrift die wichtigsten Arbeiten über Oenothera, welche seit der Zeit, da de Vries seine Aufmerksamkeit dieser Gattung zu widmen begann, in so großer Anzahl erschienen sind, stets fortlaufend besprochen worden. Die letzten Jahre haben uns aber nun wieder eine große Reihe bedeutsamer Untersuchungen auf diesem Gebiet gebracht, und man kann wohl sagen, das Oenotherenproblem ist durch diese Untersuchungen in ein neues Stadium eingetreten. Dabei hat sich aber die ganze Sachlage so sehr verwickelt, die Zahl der Arbeiten, die Mannigfaltigkeit der Gesichtspunkte, die Menge der verwandten Namen ist so ungeheuer angewachsen, daß es wohlbegründet erscheint. etwas weiter auszugreifen und den Lesern dieser Zeitschrift einen gedrängten Überblick über den heutigen Stand des Oenotherenproblems zu geben. Bei der Bedeutung, welche die Oenotheren seit de Vries' ersten Untersuchungen für die allgemeinen Fragen der Vererbung und Entwicklung gewonnen haben, wird es sich von selbst ergeben, daß einzelne Begriffe, welche in diesen Arbeiten eine besondere Rolle spielen, eine nähere Analyse zu erfahren haben.

Wenn ein Referent die Besprechung der neuen Oenotherenarbeiten übernommen hat, welcher mit Oenothera selbst nie eingehender experimentell gearbeitet hat, so bedarf das vielleicht bei der heute so weitverbreiteten Oenotherenforschung einer gewissen Rechtfertigung. Er wird in manches sicher nicht so tief hineinblicken können, als derjenige, welcher diese Pflanzen auf Grund jahrelanger eigener Untersuchungen durchschaut. Vielleicht steht dem Mangel aber auf der anderen Seite der Vorteil gegenüber, daß der etwas ferner Stehende leichter vermag, ein Gesamtbild der gegenwärtigen Lage zu entwerfen.

1. Mutationstheorie und intracelluläre Pangenesis.

Jedermann weiß, daß der gewaltige Erfolg, welchen de Vries' Mutationstheorie in den weitesten Kreisen erlangte, in erster Linie darauf

zurückzuführen war, daß de Vries das Auftreten neuer Pflanzenarten beschrieb, deren Entstehen aus anderen Arten er im Versuchsgarten selbst beobachtet hatte. Vor allem konnte er zeigen, daß aus Oe. Lamarckiana mehrere neue erbliche Typen plötzlich, sprungweis hervorgingen, welche im Freien aufgefunden von systematischer Seite zweifellos als eigene Arten beschrieben worden wären. Mit dieser Beobachtung hat de Vries dauernd Recht behalten. Die von de Vries gleich anfangs beschriebenen neuen Formen oder Mutanten sind von ihm selbst wie von vielen anderen Forschern immer wieder aufgefunden worden und die Zahl der Mutanten hat sich nicht nur bei Oenothera Lamarckiana ganz erheblich vermehrt, es sind vielmehr auch bei einer ganzen Reihe anderer Oenotheraarten immer neue Mutanten gefunden worden.

Es ist also heute kein Zweifel mehr, daß konstant erscheinende Oenotherenarten neue, konstante, artgleiche Formen sprungweise abzugeben in der Lage sind.

Neben der Tatsache war es die Erklärung des Vorganges der Neubildung, welche die Untersuchungen von de Vries in den Mittelpunkt des allgemeinen Interesses rückte. De Vries begann seine Mutationstheorie mit den Worten: Als Mutationstheorie bezeichne ich den Satz, daß die Eigenschaften der Organismen aus scharf voneinander unterschiedenen Einheiten aufgebaut sind. Diese Einheiten können zu Gruppen verbunden sein, und in verwandten Arten kehren dieselben Einheiten und Gruppen wieder.

Diese Einheiten nennt de Vries Pangene und aus seiner Theorie der intracellulären Pangenesis entspringen nicht nur all seine Vorstellungen, die er sich über den Mutationsvorgang gebildet hat, und die bis in die letzten Arbeiten hinein seine Auffassung der Mutationen bestimmen, sondern diese Vorstellungen haben sich auch auf Grund der Oenotherenexperimente herausgebildet. Für eine ganze Reihe von Oenotherenforschern sind diese pangenetischen Vorstellungen ebenfalls die leitende Idee geworden, während andere zu denselben in Widerspruch geraten. Wir wollen zunächst die für das Oenotherenproblem wichtigsten Punkte aus der de Vriesschen Theorie kurz rekapitulieren.

In seiner intracellulären Pangenesis hatte de Vries bekanntlich die Ansicht verfochten, daß jede erbliche Eigenschaft auf einem Pangen beruhe und daß im Zell-Kerne alle Pangene des betreffenden Individuums vertreten sind. Im Kerne sind weiterhin nach de Vries alle Pangene, welche nicht schon innerhalb desselben tätig sind, also beispielsweise bei der Kernteilung, inaktiv oder latent. Um aktiv zu werden, müssen sie erst aus dem Kern in das Plasma austreten, welches in seinen lebendigen Teilen ganz aus solchen Pangenen besteht. Im Kerne ver-

mehren sich die Pangene und bilden so immer neues Material für Kern und Plasma.

Über das Verhalten der Pangene bei der Neubildung von Arten finden wir damals noch sehr wenig mitgeteilt. Es heißt da S. 120: »Die artenbildende Variabilität, dieser Prozeß, durch welchen die Differenzierung der Lebewesen in ihren großen Zügen zustandegekommen ist, muß (aber) im wesentlichen darauf zurückgeführt werden, daß die Pagene bei ihrer Teilung in der Regel 2 dem ursprünglichen gleiche, neue Pangene hervorbringen, daß aber ausnahmsweise diese neuen Pangene ungleich ausfallen können. Beide Formen werden sich dann vermehren und der neue wird danach streben, einen Einfluß auf die sichtbaren Eigenschaften des Organismus auszuüben.« Erst unter dem Eindruck der Oenotherenforschung wurden diese Gedanken weiter ausgebaut und so finden wir neben einer ganzen Reihe einzelner diesbezüglicher Stellen in der Mutationstheorie den folgenden Hauptsatz Mutat-Th. II (S. 693): Verändertes numerisches Verhalten der Pangene ist somit die Grundlage der fluktuierenden Variabilität, Umlagerung der Pangene im Kerne bedingt die retrogressiven und degressiven Mutationen, während die Bildung neuer Arten von Pangenen zur Erklärung der progressiven erforderlich ist[1].

Progressive Mutationen also, d. h. solche, wie sie für Oenothera von de Vries zum größten Teil angenommen werden, erfordern die Bildung neuer Arten von Pangenen. De Vries postuliert also die Neubildung eines Pangens als Ausgang einer neuen Oenotheraart.

Indessen, die Neubildung des Pangens ist nicht das einzige, die Mutation Bestimmende. Mutat-Th. II (S. 637): Jede progressive Mutation ist im Grunde ein doppelter Vorgang und besteht aus der Bildung einer neuen inneren Anlage und aus der Aktivierung dieser. Erst durch die Aktivierung wird die Mutation sichtbar. Beide Prozesse mögen bisweilen zusammenfallen, sie brauchen das aber nicht. De Vries nennt (anfangs Mutationstheorie, vgl. später 23 S. 10) den inneren Vorgang der Neubildung des Pangens die Prämutation, den äußeren Vorgang der Aktivierung oder des Sichtbarwerdens der Neuheit die Mutation im eigentlichen Sinne. Bleiben wir im Bilde der intracellulären Pangenesis, so kommt also das Aktivwerden der Pangene oder die progressive Mutation im eigentlichen Sinne dadurch zustande, daß die

[1]) Es finden sich allerdings einige sich in gewisser Weise widersprechende Sätze in dieser Richtung in de Vries Werken. Im obigen Hauptsatz heißt es z. B., daß verändertes numerisches Verhalten die Grundlage der fluktuierenden Variabilität sei, auf S. 696, Mutat-Theorie II heißt es aber: »Die prämutierten Pangene« pflegen anfangs inaktiv zu sein, sei es wegen ungenügender Anzahl«. Hier hängt das numerische Verhalten mit dem Auftreten der Mutation zusammen.

Pangene aus dem Kern in das Protoplasma übertreten. Damit aber dieser Übertritt wirklich zustandekommt, ist zunächst noch eine weitere Voraussetzung gemacht. Die neugebildeten »prämutierten« Pangene können locker oder fest mit den übrigen in Verbindung stehen, sie können stabil oder labil sein (S. 696). Labil sind sie dann, wenn sie leicht aus der inaktiven in die aktive Lage übergehen können, also mit den übrigen Pangenen nicht fest verknüpft sind. Ist die Gleichgewichtslage eine labile, so ist die betreffende Eigentümlichkeit mutabel, geringe äußere Eingriffe können sie in eine »feste Lage überführen und dadurch die sichtbare Mutation, wie bei den Oenotheren, hervorrufen«; ist sie stabil, so bemerken wir auch weiterhin nichts von der Prämutation. Wir haben also nach de Vries die folgenden Teilerscheinungen, welche zum Zustandekommen einer progressiven Mutation führen:

1. Prämutation, d. h. Bildung eines neuen Pangens,
2. Zustandekommen der labilen Lage desselben,
3. Überführung des Pangens aus der labilen Lage in die stabile aktive (d. h. Überwanderung in das Plasma).

Die labile Lage der Pangene spielt in den neueren Oenotherenarbeiten von de Vries eine sehr große Rolle.

2. Mutation oder Kombination.

Lassen wir aber nun einmal alle spezielleren pangenetischen Vorstellungen von de Vries über den Mutationsvorgang, wie wir ihn eben hier analysiert haben, bei Seite — wir werden auf diese Auffassungen später wiederholt zurückzukommen haben — so ist eins ohne Zweifel: De Vries postuliert für seine Oenotherenmutationen jeweils das Auftreten eines neuen Pangens, oder mit dem jetzt allgemein üblicheren Ausdruck eines Gens. Er hebt dabei allerdings mehrfach hervor, daß es sich auch um Pangengruppen oder Komplexe statt einzelner Pangene handeln könne. Diese Auffassung des Neuauftretens von Pangenen bei der Mutantenbildung von Oenothera ist nun von Anfang an auf sehr erheblichen Widerspruch gestoßen. Sofort nach Mitteilung der Mutationstheorie wurde von verschiedenen Seiten betont, daß de Vries seine Untersuchungen nicht an Material angestellt habe, welches sicher homozygot war. Er hat seine Mutationen an Oenothera anfangs nicht in nachweislich reinen Linien beobachtet, sondern die Materialien der fremdbestäubenden Oenothera dem freien Land entnommen und dann wenigstens anfangs keine reine Individualauslese getrieben. So erhoben sich bekanntlich alsbald Stimmen, welche die Mutationen bei Oenothera als Kreuzungsfolgen auffaßten. Experimentell hat diese Frage eingehend zuerst Heribert Nilson (10) aufgenommen. Er konnte zunächst an einer

in Schweden gefundenen und von ihm als Oenothera Lamarckiana bestimmten Art feststellen, daß diese aus zahlreichen Typen zusammengesetzt und keine reine Art war. Ja, die Mannigfaltigkeit der Typen, die er auffand, war eine recht große. Hierdurch wurde der Beweiskraft der ursprünglichen Versuche von de Vries, insofern sie die Auffassung der Mutationen als Genneubildung stützen sollten, eine erhebliche Erschütterung zu Teil. De Vries (27) zog allerdings in Zweifel, daß Nilson eine wirkliche Lamarckiana zu seinen Versuchen benützt habe und deutete dessen Art vielmehr als eine beständig umschlagende Form, etwa wie Oe. scintillans. Jedenfalls aber hatten neue Untersuchungen zur Klärung einzusetzen. Nilson selbst hat dann solche Versuche begonnen und wir müssen besonders seine Studien über den Rotnervenfaktor etwas näher betrachten, da die dabei erzielten Ergebnisse von grundlegender Bedeutung sind.

Die Rotnervigkeit der Blätter hatte schon in den Untersuchungen von de Vries eine besondere Rolle gespielt. Nilson zeigt nun, (10, 11) daß bei Oe. Lamarckiana der Rotnervigkeit ein Faktor (R) zugrunde liegt, welcher in Verbindung mit Weißnervigkeit, also Fehlen von R = r monohybrid nach der Mendelschen Regel spaltet. Die abgespaltenen r sind sowohl bei Selbstbefruchtung als bei Befruchtung untereinander konstant. Die Spaltung wird indessen von einigen Komplikationen bei der Zygoten- und Gametenbildung begleitet. Am bedeutsamsten ist, daß das homozygotische RR nie vorkommt. Es gibt keine konstanten Rotnerven, sie spalten stets Weißnerven ab. Die Kombination RR ist letal. Solche letale Kombinationen spielen aber besonders bei Renners Theorie wie wir sehen werden eine sehr große Rolle. Wir wollen nunmehr die Folgerungen betrachten, die Nilson aus seinen Untersuchungen für das Mutationsproblem zieht. Scheinbar einheitliche Rotnerven sind stets heterozygotisch, bringen also stets scheinbar neue erbliche Formen, also Weißnerven hervor. Wenn man annimmt, was allerdings für das fragliche Merkmal nach den Spaltungszahlen nicht zutrifft, daß der Charakter Rotnervigkeit polygen mit vollkommener Dominanz des rot wäre, so erhielte man Spaltungsvorgänge, welche an die Mutationsspaltungen z. T. recht sehr erinnern würden. Da der Rotnervenfaktor zugleich noch auf andere äußere Merkmale, wie Fruchtlänge usw. bestimmend wirkt, und auch Merkmale unabhängig vom Rotnervenfaktor sich ähnlich verhalten können, so gewinnen Nilsons Feststellungen an Bedeutung. Er hat dann auch weiterhin (12) eingehender auseinandergesetzt, wie das Zustandekommen sogenannter Verlustmutationen sich durch die Annahme polygener Merkmale und weitgehender Koppelungen recht allgemein erklären läßt, ohne indessen neuere beweisende Experimente geben zu können.

So waren also Fälle bei einer zweifellos zum Formenkreis der Oe. Lamarckiana gehörigen Art bekannt geworden, bei denen Mendelsche Kreuzung und Spaltung zu Vorgängen führten, welche einen recht ähnlichen Eindruck hervorrufen, wie die Abgabe von Mutanten in den de Vriesschen Untersuchungen, ohne daß aber das Auftreten solcher Mutanten im Gefolge Mendelscher Kreuzung wirklich hätte bewiesen werden können.

Unterdessen aber hatten noch andere höchst bedeutsame Untersuchungen in der Gattung Oenothera mit Hinblick auf die Mutationen unter vor allem zwei verschiedenen Gesichtspunkten eingesetzt: Kreuzungsversuche zwischen verschiedenen Oenotheraarten und histologische Untersuchungen; von den letzteren werden wir im Rahmen dieses Referates nur kurz zu sprechen haben.

3. Artkreuzungen innerhalb Oenothera.

A. Die früheren Untersuchungen von de Vries, Honing usw.

a) mehrförmige F_1 (Zwillingsbastarde).

Schon in seiner Mutationstheorie und in einzelnen vorhergehen Aufsätzen beschreibt de Vries Kreuzungen zwischen verschiedenen seiner Oenothera-Mutanten und Lamarckiana. Das was ihm schon damals als besonders auffallend entgegentrat, war die Tatsache, daß es bei diesen Kreuzungen nicht wie bei Mendelscher Kreuzung eine einförmige F_1 und Spaltung in F_2 gab, sondern daß im Gegenteil schon Spaltung in F_1 auftrat und zumeist Konstanz in den späteren Generationen. De Vries ging ja von der Anschauung aus, daß er tatsächlich reine homozygotische Formen bastardierte, wobei sich die Mutanten in einem Faktor von der Mutterart unterschieden. Da mußte ihn dieses Resultat natürlich außerordentlich überraschend anmuten. Durch umfangreiche Versuche hat er aber dann weiter festgestellt, daß nicht nur bei Kreuzung zwischen Lamarckiana und ihren Mutanten eine solche spaltende F_1 zu beobachten war, sondern daß auch, wenn Lamarckiana mit anderen Oenotheraarten gekreuzt wird, oftmals zwei und mehr Typen in der F_1 auftreten. Wenn beispielsweise Oe. biennis mit Lamarckianapollen bestäubt wird, so entstehen zwei einander sehr ähnliche, aber doch untereinander deutlich verschiedene Formen, Zwillingsbastarde, wie sie von de Vries bezeichnet werden und von ihm die Namen laeta und velutina erhalten. Auch die Kreuzung von muricata mit Lamarckianapollen führt zu ganz entsprechenden Zwillingen. In anderen Fällen können zwei, ja sogar drei bis vier verschiedene Formen in F_1 entstehen.

Diese mehrförmige Nachkommenschaft der Kreuzungen mit Oe. Lamarckiana oder einer ihrer Mutanten sucht nun de Vries folgendermaßen zu erklären. Er greift zu diesem Zweck auf seine Theorie der intracellulären Pangenesis zurück und schließt, daß die Spaltungen in der ersten Generation auf der Anwesenheit labiler Pangene beruhen und durch deren Zusammentreffen mit antagonistischen Pangenen im aktiven Zustande hervorgerufen werden. Er nimmt also an, daß bei Lamarckiana, welche sich in einer Mutationsperiode befindet, gewisse Pangene in prämutiertem Zustande — damit zugleich verändert und labil — vorfinden, und daß die inaktiven, entsprechenden Pangene in den nicht mutierenden Arten wie biennis, muricata usw. dabei auf die labilen Pangene derartig einwirken, daß die abweichenden Formen hervortreten, daß also durch diese Kreuzungen Mutationen ausgelöst werden; deswegen bezeichnet er diese Kreuzungen als Mutationskreuzungen.

Nun ist allerdings diese Erklärung für das Zustandekommen der Spaltungen in F_1 nicht lange die einzige geblieben. Einmal hat schon Heribert Nilson wiederholt darauf aufmerksam gemacht, daß sich der Gegensatz zwischen Mutationskreuzung und Mendelkreuzung überbrücken ließe, wenn man annähme, daß der eine zur Kreuzung verwandte Partner heterozygotisch sei. Weiterhin hat Honing die im Prinzip wohl ganz mit der neuen durch Renner vertretenen Auffassung übereinstimmende Annahme gemacht, daß Oe. Lamarckiana ein Doppelindividuum sei, also ein Bastard zwischen zwei verschiedenen Oenotheraarten, wenngleich die Deutung im einzelnen noch recht von der jetzigen Auffassung abweicht. Wie wenig man aber dazu geneigt war, die Auffassung Honings zu teilen, das geht aus dem heute recht interessanten Satze des Tischlerschen Oenotherensammelreferates hervor: »Nach diesen Ausführungen von de Vries ist es wohl ganz klar, daß Honings Beweisführungen über die »Doppelnatur« der Oe. Lamarckiana nicht zu halten ist, denn man könnte sonst auch Oe. biennis und muricata als Bastarde ansehen.« Daß Renner dies heute tut, wird sich bald erweisen.

b) Heterogamie.

Hand in Hand mit dieser wichtigen Feststellung der Spaltung ging die weitere Entdeckung von de Vries, daß reziproke Kreuzungen zwischen Oenotherenarten in verschiedenen Fällen zu untereinander abweichenden Ergebnissen führten. So war die F_1, wenn Lamarckiana in der Kreuzung mit biennis und muricata als Mutter diente, stets einförmig, während wir sie ja bei Lamarckiana als Vater zweiförmig fanden. Aber auch Kreuzungen zwischen Oe. muricata und biennis fielen ver-

schieden aus, je nachdem die eine oder die andere als Vater oder Mutter verwandt worden war. Oe. biennis ♀ × muricata ♂ ergab einen sehr muricataähnlichen (patroklinen), Oe. muricata ♀ × biennis ♂ einen sehr biennisähnlichen, also ebenfalls patroklinen Bastard. Besonders auffallend waren weiterhin die Ergebnisse, wenn er seine zwischen biennis und muricata oder umgekehrt erzielten reziproken Bastarde wiederum unter sich kreuzte und auf diese Weise doppeltreziproke Bastarde erzielte. Stellte er beispielsweise (biennis × muricata) × (muricata × biennis) her, so erzielte er reine biennis, umgekehrt bei Kreuzung von (muricata × biennis) × (biennis × muricata) reine muricata. De Vries formulierte dieses Ergebnis so, daß der zentrale Großelter bei der Bastardierung doppeltreziproker Bastarde immer ausgeschaltet wird. Ähnlich verhält es sich bei den sogenannten sesquireziproken und iterativen Bastarden, wo jedesmal ein Bastard mit der reinen Art gekreuzt wird. Wird beispielsweise biennis × (muricata × biennis) gekreuzt, so ist das Resultat biennis (sesquireziproker), oder wird (biennis × muricata) × muricata gekreuzt, so ergibt sich (biennis × muricata) (iterativer Bastard).

Aus diesen Beobachtungen zog de Vries nun folgende Schlüsse. Daraus, daß die reziproken Kreuzungen in vielen Fällen verschiedene Resultate ergaben, schloß er, daß das Pollenbild und das Eizellenbild der zur Verwendung kommenden Pflanzen ein verschiedenes sei, bzw. daß Pollen und Eizellen verschiedene Eigenschaften auf die Nachkommen übertragen. Er bezeichnete diese Eigenschaft als Heterogamie. Dadurch, stellte er sich vor, daß diese heterogamen Oenotheraarten mit anderen Oenotheraarten bastardiert werden, deren Eigenschaften sich dem Pollenbild bzw. dem Eizellenbild der zur Verwendung kommenden heterogamen Art gegenüber rezessiv verhalten, lernt man diese verschiedenen Bilder kennen, von denen man in der heterogamen Art deswegen nichts bemerkt, weil das eine Bild über das andere dominiert und dadurch vollkommen verdeckt wird. Die Ausführung solcher Untersuchungen bezeichnet de Vries als Gamolyse.

Bei näherer Untersuchung erweist es sich, daß die Oenotheren teilweise heterogam, also in Pollen und Eizellen verschiedene Charaktere vererbend, teils isogam, also in beiden Geschlechtszellen gleich vererbend sind. Als Beispiele heterogamer Arten seien genannt

Oe. biennis, muricata, biennis Chicago, cruciata.

Als isogam führt de Vries auf

Oe., Cockerelli, Hookeri.

Das Zustandekommen der Heterogamie sucht de Vries mit Hilfe der bei den Oenotheren weitverbreiteten sterilen Pollenkörner und Samen-

anlagen zu erklären. »Man kann nun eine Reihe von Annahmen machen«, sagt er (23, S. 87). »In den Zellkernen einer reinen »Biennis«-Pflanze liegen die von der Mutter und die vom Vater geerbten Eigenschaften nebeneinander. Wir können nun annehmen, daß diese bei der Bildung der Sexualzellen, soweit sie heterogam sind, derart getrennt werden, daß die eine Tochterzelle nur die väterliche, die andere nur die mütterliche Erbschaft bekommt. Gelangen nun im Pollen die mütterlichen Erbschaften immer in die taub werdenden Körner, so enthält der lebenskräftige Blütenstaub nur die väterlichen Potenzen. Genau so für die Eizellen, diese werden rein mütterlich sein, falls diejenigen Samenknospen, deren Eizelle die väterliche Erbschaft bekommen hat, rudimentär werden.«

c) Merogonie.

Es schien indessen zunächst, als ob das Zustandekommen der reziproken Bastarde und der Heterogamie sich auf ganz andere Weise würde aufklären lassen. Goldschmidt (8) suchte zu beweisen, daß bei der Bestäubung von Oe. biennis durch muricata-Pollen der (biennis-) Eikern degeneriert und nur der (muricata-) Eikern übrig bleibt. Der Bastard Oe. biennis × muricata wäre demnach eine Pflanze mit biennis-Plasma, aber reinem muricata-Kern. Entsprechend hat der reziproke Bastard muricata-Plasma aber biennis-Kerne. Die Chromosomenzahl sei in diesen Bastarden zunächst die haploide (7), später aber erfolge ganz regelmäßig eine Chromosomenverdoppelung, so daß die diploide Chromosomenzahl 14 wieder hergestellt wird. Anschließend ließ sich auf diese Weise auch das Verhalten der doppeltreziproken Kreuzungen erklären.

B. Die ersten Untersuchungen Renners.

a) Widerlegung Goldschmidts.

So große Erwartungen man nun auch anfangs an diese Goldschmidtsche Erklärung geknüpft hatte (vgl. Baur, Ref. Z. f. ind., 1913, S. 135), so hat man dieselbe doch heute wohl allgemein verlassen. Renner, welcher die Goldschmidtschen Ergebnisse nachprüfte, kam zu ganz andersartigen Befunden. Er konnte in keinem Falle Anhaltspunkte für eine Degeneration des Eikernes finden, sondern beobachtete immer vollkommen regelmäßige Karyokinesen, aus deren Chromosomenzahlen er durchaus keine Anhaltspunkte für Goldschmidts Annahme herausfinden konnte.

b) Die tauben Samen.

Dagegen führten ihn seine histologischen Untersuchungen zu für die weitere Beurteilung des Oenotherenproblems grundlegend wichtigen

Funden. Es war ja schon längst bekannt, und von de Vries und anderen immer wieder hervorgehoben worden, daß in den Früchten mancher Oenotheren zahlreiche unentwickelte — taube — Samen sich befinden. Diese tauben Samen, welche häufig ungefähr die Hälfte aller in der Kapsel befindlichen Samen ausmachen, hat Renner nun eingehender untersucht und gefunden, daß sie offensichtlich zweierlei Typen zugehören: die einen sind ansehnliche Samen mit wohlausgebildeter Testa und kleinem, aber wenigstens anfangs gut kenntlichem, wenigzelligem Embryo und Endosperm. Daß beide auf Befruchtung zurückgehen, wird durch häufig im Nucellusgewebe steckende Pollenschläuche erwiesen. Die anderen Samen sind einfach unbefruchtet gebliebene, vertrocknete Samenanlagen.

Bei näherer Untersuchung zeigte es sich nun, daß diese tauben, aber befruchteten, also auf einem frühen Entwicklungsstadium stehenbleibenden Samen keine allgemeine Verbreitung besitzen und nur in bestimmten Fällen vorkommen. Und zwar ist das Auftreten solcher tauben Samen nicht nur von der sie hervorbringenden Art selbst, sondern vor allem einmal davon abhängig, ob die Art selbstbestäubt war oder ob und mit welchen anderen Arten sie kreuzbestäubt wurde. Ursprünglich fand Renner die folgende Verteilung von tauben und gesunden Samen:

Lauter gesunde Samen

biennis
muricata
biennis × muricata
biennis × Lamarckiana

Lauter kranke Samen

muricata Venedig × biennis

Zur Hälfte gesunde, zur Hälfte taube Samen

Lamarckiana
suaveolens
Lamarckiana × biennis
nanella
rubrinervis
suaveolens
gigas (mehr als 50 % gesunde).

Wir wollen uns nun zunächst vor Augen führen, wie Renner das Zustandekommen dieser tauben Samen auffaßt. Wir gehen da wohl am besten von Oe. Lamarckiana aus. Bei der Kreuzung der Lamarckiana mit anderen Arten kommt es wie de Vries gezeigt hatte, häufig zur Bildung zweier verschiedener Formen in F_1, laeta und velutina, deren

Zustandekommen sich de Vries ja auf dem Wege der Mutation über die labilen Pangene zu erklären suchte. Renner schließt aber aus dessen und seinen eigenen Befunden der tauben Samen darauf, daß Oe. Lamarckiana ein Bastard ist und dauernd sowohl im männlichen als im weiblichen Geschlecht zweierlei Gameten hervorbringt, solche für laeta und solche für velutina. Es werden also 50 % laeta und 50 % velutina Keimzellen hervorgebracht. Auf dem Wege der Kombination kommen dann bei Selbstbefruchtung die folgenden Fälle zustande

25 % laeta × laeta
25 % laeta × velutina
25 % velutina × laeta
25 % velutina × velutina.

Nur die heterozygotischen Kombinationen erweisen sich als dauernd lebensfähig und ergeben somit immer wieder Lamarckiana; die homozygotischen Kombinationen sind nicht lebensfähig, gehe frühzeitig zugrunde und liefern die tauben Samen.

c) De Vries Stellung zu Renners Untersuchungen.

De Vries neigt anfangs nicht dazu, die Rennerschen Schlußfolgerungen nach irgendeiner Richtung anzuerkennen, obgleich er die tatsächlichen histologischen Befunde bestätigen kann. Er hat eine sehr große Anzahl von Oenotheraarten und Bastardkombinationen auf die Beschaffenheit und Keimfähigkeit ihrer Samen geprüft. Zur Feststellung der vollen Keimfähigkeit der Samen hat er eine besondere Methode (26) eingeführt, indem er die Samen unter Druck mit Wasser injiziert und so in relativ kurzer Zeit alle gesunden Samen zum Auskeimen bringt. Nach seinen Untersuchungen haben die von ihm bisher untersuchten, sämtlichen Oenotheraarten annähernd vollen Keimgehalt mit Ausnahme von Oe. Lamarckiana und suaveolens, welche im allgemeinen weniger als den halben Keimgehalt aufweisen. Der Keimgehalt ist nach de Vries abhängig von den Lebensbedingungen und steigt mit günstiger werdenden Lebensbedingungen, wie das de Vries ja auch schon früher betonte. Das Fehlschlagen von etwa der Hälfte der Samen bei Lamarckiana betrachtet de Vries auf einem durch Mutation entstandenen semiletalen Faktor beruhend, welcher das Zustandekommen der ausbleibenden Kombinationen verhindert. Zusammenfassend sagt er über die Rennerschen Anschauungen: Die Ausführungen Renners über eine hypothetische Bastardnatur von Oe. Lamarckiana, nach denen diese Pflanze ein Bastard zwischen zwei nicht existenzfähigen Vorfahren sein

sollte, beziehen sich nur auf diese Art. Durch die Berücksichtigung anderer Arten sowie einiger wichtiger Mutanten werden sie in einfacher Weise widerlegt.

d) Atkinsons Untersuchungen.

Gegen die de Vriessche Deutung der sogenannten Mutationskreuzungen mit Spaltungen in der F_1 als auf Mutation beruhend erhebt nun aber weiterhin auch Atkinson (1) Bedenken. Er bastardierte zwei reine, von Bartlett als Oe. nutans und pycnocarpa benannte Arten aus dem Verwandtschaftskreis der Oe. biennis. Beide geben nie Mutanten ab. In der F_1 ergeben sie, wenn pycnocarpa Mutter ist zwei verschiedene Formen, ist nutans Mutter deren drei. Hier wäre also auch bei nicht mutierenden Arten eine Spaltung in F_1 zu beobachten und Atkinson wendet sich infolgedessen gegen die Auffassung, auch diese Spaltung als auf labilen Genen beruhend aufzufassen (vgl. die Rennersche Deutung 16, S. 154).

C. Die neueren Untersuchungen Renners.

a) Die haploiden Komplexe velans und gaudens von Oe. Lamarckiana.

Unterdessen hat nun Renner seine Untersuchungen in umfangreichem Maße fortgesetzt und vor allem sehr zahlreiche Bastardierungsversuche angestellt. Dieselben haben ihm ermöglicht, seine anfänglich auf histologischem Wege gewonnenen Anschauungen weiter auszubauen und den bei diesen Kreuzungen zutage tretenden Erscheinungen eine Theorie zugrunde zu legen, welche nach den bisher vorliegenden Ergebnissen weitgehend aufklärend zu wirken vermag. Der abgesehen von der Entdeckung der tauben Samen für das Verständnis dieser Kreuzungen weitaus wichtigste Fortschritt besteht darin, daß Renner einen ganz besonderen Nachdruck auf die haploide Generation legt. Er benennt die haploiden Genotypen, welche er, wie wir noch näher sehen werden, als Anlagenkomplexe auffaßt, mit besonderen Namen. Aus diesen haploiden Komplexen leitet er dann die diploiden Biotypen ab.

Wir wollen uns dies zunächst wieder an den wichtigsten Beispielen klar zu machen versuchen.

Die Rennersche (16) Auffassung sieht in Oe. Lamarckiana einen permanenten Bastard. Sowohl männliche wie weibliche Keimzellen werden in zwei verschiedenen Anlagenkomplexen ausgebildet. Den einen Komplex bezeichnet Renner mit dem Namen velans, das ist der zu velutina führende, den andern mit dem Namen gaudens, d. i. der zu laeta führende.

Die Art ist isogam, sie enthält in männlichen und weiblichen Keimzellen dieselben Anlagenkomplexe, nur eben in beiden Geschlechtern zwei verschiedene. Wir erhalten also

♀ velans ♂ velans
gaudens gaudens.

Treten nun velans und velans bzw. gaudens und gaudens zusammen, so kommt es zu lebensunfähigen Homozygoten, den tauben Samen. Gaudens × velans und velans × gaudens geben wieder Lamarckiana.

Als Beweismittel für seine Anschauung betrachtet Renner die Erfüllung der folgenden Forderungen (15):

1. Wenn Oe. Lamarckiana ♀ durch den Pollen einer anderen Art in das Bastardpaar laeta und velutina gespalten wird, müssen die Samen alle gesund sein, es darf nicht die Hälfte der Samen taub ausfallen.

2. Die Umkehrung: Wenn Oe. Lamarckiana ♀ mit dem Pollen einer anderen Art lauter gesunde Samen gibt, muß die Nachkommenschaft mindestens zweiförmig sein.

3. Wenn Oe. Lamarckiana ♀ mit dem Pollen einer anderen Art einen einzigen Bastardtypus gibt, muß etwa die Hälfte der Samen taub sein, falls die durch den Pollen anderer Arten hervorgerufenen Zwillinge laeta und velutina in gleichen Zahlen auftreten.

4. Wenn eine Art mit dem Pollen der Oe. Lamarckiana die Zwillinge laeta und velutina (oder densa und laxa) erzeugt, darf das Zahlenverhältnis zwischen gesunden und tauben Samen bei dieser Kreuzung nicht anders ausfallen als bei Selbstbestäubung.

5. Aus den in den Zwillingsbastarden getrennten Komplexen gaudens und velans muß sich durch Kreuzung der Bastarde die Oe. Lamarckiana wieder zusammensetzen lassen.

Renner hat gezeigt, daß die Forderungen im großen und ganzen auf experimentellem Wege sich erfüllen lassen. Es würde zu weit führen, das im einzelnen zu verfolgen.

Wir wollen uns nun vielmehr mit den übrigen Oenotheraarten vertraut machen, wie sie sich nach Renners Anschauung darstellen.

b) Die Komplexanalyse der übrigen Arten.

Oe. muricata ist nach Renner ebenfalls ein Bastard und zwar ein heterogamer. Die Keimzellkomplexe, welche in muricata vereinigt sind, sind rigens und curvans. Während aber rigens nur in den Keimzellen verwirklicht werden kann und mit den Pollen nicht in die Erscheinung tritt, ist curvans immer nur in den Pollen lebensfähig und tritt im weiblichen Geschlecht nicht auf. Allerdings denkt sich Renner auch curvans in Eizellen und rigens in Pollenzellen eintretend. Solche

curvans-Eizellen und rigens-Pollen gehen aber frühzeitig zugrunde und finden sich in den bekannten, häufig die Hälfte ausmachenden sterilen Pollen und Eizellen, die ja bekanntlich von de Vries schon zur Erklärung der Heterogamie herangezogen wurden. Bei der Keimzellenbildung käme es also auch hier zu ganz regelmäßiger Verteilung der beiden Komplexe auf die beiden Geschlechter, wie bei Lamarckiana, also

männlich	curvans	weiblich	curvans (o)
	rigens (o)		rigens,

nur gehen die mit (o) bezeichneten Sexualzellen zugrunde, wodurch aus der Isogamie die Heterogamie hergeleitet ist. Bei Selbstbestäubung kann nun immer nur curvans-Pollen mit rigens-Samenanlagen in Verbindung gebracht werden, und so entsteht also immer wieder von neuem Oe. muricata.

Ganz entsprechend soll Oe. biennis Chicago folgende Keimzellenkonstitution haben:

männlich	albicans	weiblich	albicans (o)
	flavens (o)		flavens.

Zwischen Lamarckiana einerseits und muricata bzw. biennis Chicago andererseits ständen in der Keimzellbildung dann die europäische Oe. biennis und suaveolens als halbheterogam. Für biennis werden die Komplexe albicans und rubens angenommen. Während aber albicans in den männlichen Sexualzellen nicht lebensfähig ist, sondern nur in den weiblichen, kann rubens in männlichen und weiblichen Sexualzellen verwirklicht werden. Die Verteilung der Komplexe auf die Sexualzellen wäre dann die folgende:

männlich	albicans (o)	weiblich	albicans
	rubens		rubens.

Für suaveolens wird einmal wie für biennis der Komplex albicans angenommen, welcher wieder im männlichen Geschlecht nicht lebensfähig ist; dazu kommt der flavens-Komplex, welcher im männlichen wie im weiblichen Geschlecht realisiert werden kann. Die Verteilung der Komplexe wäre die folgende:

männlich	albicans (o)	weiblich	albicans
	flavens		flavens.

Die in die Erscheinung tretenden Gameten wären demnach die folgenden:

1. Lamarckiana

weiblich	velans
	gaudens
männlich	velans
	gaudens;

2. biennis
   weiblich albicans
   rubens
   männlich rubens;
3. suaveolens
   weiblich albicans
   flavens
   männlich flavens;
4. biennis Chicago
   weiblich flavens
   männlich albicans;
5. muricata
   weiblich rigens
   männlich curvans.

Bei den Kreuzungen kommt es nun zu den folgenden Kombinationen:

biennis ♀ × muricata ♂
   albicans × curvans = normalgrüne Pflänzchen
   rubens × curvans = gelblich, früh absterbend;
muricata ♀ × biennis ♂
   rigens × rubens = (bei Renner nur taube Samen, bei de Vries Bastard ergebend);
Lamarckiana ♀ × muricata ♂
   gaudens × curvans = geht früh zugrunde
   velans × curvans = gracilis;
muricata ♀ × Lamarckiana ♂
   rigens × gaudens = laeta
   rigens × velans = velutina;
Lamarckiana ♀ × biennis ♂
   velans × rubens = fallax
   gaudens × rubens = taub;
biennis ♀ × Lamarckiana ♂
   albicans × gaudens = laeta
   albicans × velans = velutina
   rubens × gaudens = taub
   rubens × velans = fallax;
biennis ♀ × suaveolens ♂
   albicans × flavens = suavis (wie suaveolens),
   rubens × flavens = flava, gelb;
suaveolens ♀ × biennis ♂
   albicans × rubens = redempta (wie biennis)
   flavens × rubens = flava;

muricata ♀ × suaveolens ♂
rigens × flavens = (rigida-Typus);
suaveolens ♀ × muricata ♂
albicans × curvans = bienni-gracilis
flavens × curvans = suavi-gracilis (weiße Sämlinge);
Lamarckiana ♀ × suaveolens ♂
velans × flavens = suavi-velutina
gaudens × flavens = suavi-laeta;
suaveolens ♀ × Lamarckiana ♂
albicans × gaudens = bienni-laeta
albicans × velans = bienni-velutina
flavens × gaudens = suavi-laeta
flavens × velans = suavi-velutina;
Lamarckiana ♀ × biennis Chicago ♂
velans × albicans = velutina
gaudens × albicans = laeta;
biennis Chicago ♀ × Lamarckiana ♂
flavens × velans = laxa
flavens × gaudens = densa.

Die Höchstzahl der aus der Kreuzung zweier Arten hervorgehenden Typen ist 4, bei Kreuzung von suaveolens ♀ mit Lamarckiana ♂. Hier sind die beiden von den zwei Arten gelieferten verschiedenen, in den Keimzellen vorhandenen Komplexe zu den 4 möglichen und auch lebensfähigen Verbindungen zusammengetreten. In der Kreuzung biennis ♀ × Lamarckiana ♂ erwiesen sich nur 3 von diesen Kombinationen lebensfähig, eine trat nur in tauben Samen in die Erscheinung. Kommt, wie bei den heterogametischen Arten, die Ausmerzung des einen Komplexes schon in den Keimzellen zustande, so werden nur 2 Kombinationen noch möglich sein, von denen dann noch eine oder gar beide (muricata Venedig × biennis) nicht lebensfähig sein können und nur in Gestalt von tauben Samen oder frühzeitig zugrunde gehenden, hinfälligen Pflänzchen in die Erscheinung treten.

Aus der vorhergehenden Übersicht sind die bisher erzielten Ergebnisse zu entnehmen.

Mit einem Worte sei nur noch der von de Vries als metakline Bastarde bezeichneten gedacht. Dieselben ergeben sich nach de Vries, wenn bei heterogamen Arten der Übergang einer Sexualzelle in den dem entgegengesetzten Geschlecht eigenen Sexualtypus zustande kommt. Solche metakline Bastarde hat de Vries nur in einigen wenigen Fällen beobachtet (vgl. Renner S. 235).

Wenn wir in den oben dargestellten Kombinationen die Komplexe in gesetzmäßiger Weise in die Kreuzungen eingehen sehen, so dürfen wir nicht übersehen, daß diese Komplexe dennoch nichts völlig Ganzes, Unteilbares nach Renners Auffassung sein sollen. Im Gegenteil, nach direkter Kreuzung treten in F_2-Aufspaltungen verschiedener Art (nach Blütengröße, Blattnervenfarbe und anderen mehr untergeordneten Merkmalen) auf, wodurch die Komplexe mehr oder weniger tief verändert werden können. Erst nach und nach werden infolge freien oder infolge der den antagonistischen Komplexen innewohnenden Affinitäten wieder neue stabile Komplexe gewonnen, welche dann ihrerseits wieder zueinander ins Gleichgewicht treten sollen, wie in den älteren komplexheterozygotischen Arten.

c) Entstehung der Bastardarten.

Nachdem wir somit die wichtigsten komplexheterozygotischen Typen in ihren Kombinationen und deren Folgeerscheinungen verfolgt haben, fragen wir nach dem Entstehen dieser merkwürdigen Bastardarten. Die Anschauungen von de Vries und Renner über das Zustandekommen derselben sind verschiedene. Während de Vries annimmt, die Komplexheterozygotie sei durch spontane Mutation zustande gekommen, stellt Renner die folgende Hypothese auf: die ersten komplexheterozygotischen Arten der Gattung Oenothera sind durch Kreuzung homozygotischer Arten entstanden; durch Spaltungsvorgänge, durch Neukombinationen von Faktoren sind die primär vereinigten Anlagenkomplexe so verändert worden, daß sie homozygotisch nicht mehr verwirklicht werden können, während sie sich zueinander in ein dauerndes Verhältnis gesetzt haben; gelegentlich tritt im Gefolge dieser Veränderungen noch Geschlechtsbegrenztheit auf, d. h. die Komplexe erwerben die Eigentümlichkeit der Heterogamie.

Naturgemäß liegt zum Beweise dieser Anschauung einmal der Wunsch nahe, durch Vereinigung zweier homozygotischer Arten wirklich Bastardarten zu erzielen, zum anderen die letalen Faktoren, welche das Zusammengehen der beiderseitigen Komplexe verhindern, abzuspalten, was ja nach der Theorie von Renner möglich sein sollte, also etwa von velans den oder die letalen Faktoren, welche die Vereinigung velans × velans unmöglich machen, so daß wir ein Bild der homozygotischen Art velans × velans vor Augen bekämen, die Renner heute nur postuliert. Renner hofft, daß dies durch weitere Untersuchungen möglich sein wird. Einstweilen teilt er (15) mit, daß die Verbindung derselben Komplexe, je nach ihrer Herkunft, verschieden lebensfähig sein könne. Beispielsweise soll die Kombination gaudens × curvans aus Lamarckiana × muricata

nur in Form von winzigen, ohne Chlorophyllbildung absterbenden Keimlingen zu erhalten sein, während sie als robuste, saftig grüne gracilis-Form aufwächst, wenn sie aus der Kreuzung (muricata × Lamarckiana) laeta × muricata gewonnen wurde usw. Natürlich müssen wir im Auge behalten, daß die Artgleichheit der grünen robusten Form und der winzigen Keimlinge nur auf Grund der Theorie verständlich ist. Warum aber die beiden Komplexe sich da so verschieden verhalten, wo doch von anderweitiger Abspaltung nichts bekannt ist, bleibt vorläufig noch unklar.

d) Einwände.

Es ist nun natürlich nicht zu verwundern, daß eine so weit verzweigte Theorie, wie die Renners noch mit einer ganzen Reihe bisher unerwiesener Hilfsannahmen zu rechnen hat, deren Klärung das nunmehrige Ziel der Untersuchungen sein muß. Ich möchte nur einige solcher Schwierigkeiten hervorheben, nachdem Renner u. a. schon darauf zu sprechen gekommen sind.

Zunächst sind die heterogamen Arten aus den isogamen nach Renner so entstanden, daß Keimzelltypen ausfielen, d. h. nicht realisierbar wurden. Also muricata stellt sich Renner vor mit den 4 Keimzelltypen

männlich	rigens	weiblich	rigens
	curvans		curvans

männlich rigens und weiblich curvans sind ausgefallen, die nicht realisierbaren Keimzellen finden sich in den 50% nicht lebensfähigen sterilen Samenanlagen und Pollen vor. Nun besitzt aber Lamarckiana (Renner [16], S. 274) auch 50% nicht lebensfähige Samenanlagen und Pollenkörner. Hier müssen aber nach der Theorie die 4 Keimzelltypen

männlich	velans	weiblich	velans
	gaudens		gaudens

alle als lebensfähig angenommen werden. Um sich aus diesem Dilemma zu retten, nimmt Renner das folgende an; »Diese 50% steriler Keimzellen können bei einer isogamen Form nicht das gleiche bedeuten, wie bei den heterogamen Arten. Die Spaltung der Keimzellen muß bei Lamarckiana weiter gehen als bis zur Bildung von zwei Typen, wahrscheinlich treten vier gleich häufige Typen auf, wie bei Dihybriden. Die eine Hälfte stellt schon im haploiden Zustand unverträgliche Anlagenkombinationen dar, die andere Hälfte kennen wir als velans und gaudens.«

Weiter erfordert das Auftreten der Komplexe bei den Heterogamen

besondere Erklärungen, Warum kommt bei biennis der rubens Komplex auch in der Eizelle, dort aber in relativ geringen Mengen vor?

Eine nicht zu unterschätzende Schwierigkeit für die Beurteilung der Kreuzungsergebnisse bildet dann die phänotypische Beurteilung der einander z. T. doch sehr nahestehenden Formen, deren einzelne Komplexe häufig übereinander dominieren. Ich möchte auf eine Reihe diesbezüglicher Stellen hinweisen:

»Der curvans-Komplex wird zu einem großen Teil an dem Nicken der Stengelspitze erkannt. Es gibt aber offenbar Fälle, wo das nicht zutrifft. Bei Oe. suaveolens × muricata nicken auffallenderweise die Stengelspitzen fast gar nicht, der erste mir bekannt gewordene Fall, in dem das Nicken von curvans nicht dominiert.«

Oder an anderer Stelle wird darauf hingewiesen, daß die ursprünglich der Theorie entsprechend als gleich angenommenen Komplexe albicans aus biennis und suaveolens nicht ganz gleich sein sollen.

Oder auf S. 275: »Bei genauer Vergleichung stellen sich aber doch geringe Unterschiede, etwa zwischen der ursprünglichen velutina und der aus biennis × velutina gewonnenen Form heraus, Unterschiede, die man wohl im Garten sehen, aber schwer beschreiben kann.« Es macht also den Eindruck, als ob der velans-Komplex durch sein Zusammenleben mit dem albicans-Komplex der biennis sich doch einigermaßen von dem Zustand entfernt hätte, in dem er sich in der Lamarckiana, mit gaudens verbunden, befand.

An anderer Stelle wird auf die Beeinflussung der Komplexe durch das Zytoplasma hingewiesen.

Es ist nicht zu verwundern, daß bei solchen Schwierigkeiten auch die Beteiligten sich nicht immer durchaus einig über die Abgrenzung der verwendeten Formen werden können. Heribert Nilson und Renner arbeiten z. T. mit einer Lamarckiana, welche de Vries nicht als solche anerkennt. In einigen Fällen wird das, was de Vries als laeta bezeichnet, als Lamarckiana aufgefaßt, wo es dann durch die roten Höcker am Stengel und die roten Streifen auf der Knospe sich sicher als solche erweisen soll usw. Hier wird die Zukunft Klarheit bringen müssen. Vielleicht wird es einmal das Ziel sein müssen, bei dieser Miniatursystematik, zu welcher die moderne Vererbungslehre führt, ganz systematisch die einzelnen Formen von Oenothera herauszuarbeiten und zu trennen, wodurch dann zunächst die Beteiligten zu sicherer Übereinstimmung über ihre Formen kommen, sofern das nicht durch dauernde Abspaltung von Faktoren usw. noch auf zu große Schwierigkeiten stößt. Einstweilen erscheint demjenigen, welcher nicht dauernd mit diesen Formen arbeitet, die Abgrenzung derselben ziemlich dehnbar.

D. Neuere Untersuchungen von de Vries, Bartlett u. a.

Nachdem wir nun der Rennerschen Theorie zur Klärung der Kreuzungserfolge verschiedener Oenotheraarten eingehende Aufmerksamkeit gewidmet haben, müssen wir, ehe wir uns zu den Folgerungen, welche dieser Autor aus seiner Theorie für das Auftreten der Mutanten zieht, wenden, einer Reihe weiterer interessanter Beobachtungen gedenken, welche z. T. auch die neueren Anschauungen von de Vries nicht unerheblich beeinflußt haben. Da ist zunächst der Untersuchungen Bartletts an amerikanischen Oenotheraarten zu gedenken, auf die wir ja weiter oben schon kurz zu sprechen kamen. Bartlett hatte über das Auftreten einzelner Mutationen in einigen Rassen einer Oe. pratincola berichtet. Er teilt nun weiter mit, daß in einer anderen, von den bisher beschriebenen äußerlich durchaus ununterscheidbaren Rasse dieser Art plötzlich in der Kultur massenweise, zu 50—100%, 4 neue, bisher nicht beobachtete Mutationen aufgetreten seien. Die Formen waren erheblich abweichend und zeigten, mit Ausnahme einer Form, nur sehr wenig gute Samen. Bartlett glaubt nun, dies massenhafte Auftreten der neuen Formen sei zurückzuführen auf die Veränderung gewisser weiblicher Gameten »and to be apparent in the zygotes without the necessity of subsequent segregation because of the fact that the factors involved have no counterparts in the male gametes«[1]. Zur Erklärung auffälliger Kreuzungserscheinungen zwischen Mutante und Elternart postuliert auch er die Bildung zweier verschiedener Keimzelltypen und führt die Folgerung dieser Annahme weiter aus (4a).

Die Anschauungen, welche de Vries nun heute über das Zustandekommen seiner »Mutationskreuzungen« vertritt, stehen einmal auf dem Boden von Renners Befund der erblich leeren Samen und seiner Vorstellungen über die dimorphen Sexualzellen der Lamarckiana, zum anderen haben Bartletts Beobachtungen erheblichen Einfluß ausgeübt. Sie weichen von Renners Anschauungen prinzipiell ab, wenngleich sich beide Auffassungen in letzter Zeit nicht unerheblich genähert haben. Der prinzipielle Unterschied besteht darin, daß de Vries an den Anfang stets eine progressive Mutation stellt, Renner aber stets mit dem ausschließlichen Vorhandensein von Kombinationen rechnet. Woher dann die Komplexe letzten Endes kommen, bleibt bei Renner in Dunkel gehüllt.

Präzisieren wir nunmehr die neueren Anschauungen von de Vries. Im Anschluß an Bartlett denkt sich de Vries also in irgendeiner Pflanze des Versuchsgartens einen Teil der Keimzellen sich ändernd. Diese veränderten Keimzellen treten dann mit unveränderten zusammen

[1]) Im Sinne von Renners Theorie ist von Interesse, daß Oe. pratincola 40—50% sterile Samen liefert und bei Kreuzung mit einer andern Art aus gleicher Gegend Zwillingsbastarde gibt.

und liefern Heterozygoten, aus denen dann die neuen Formen gleich in großer Anzahl hervorgehen. Das sind die Massenmutationen, welche aus halben Mutanten, d. h. aus zwei Keimzellen, von denen nur die eine mutiert war, hervorgingen. Diese halben Mutationen verhalten sich in ihrer Nachkommenschaft wie Bastarde, sind aber nicht im eigentlichen Sinne Hybriden. Denn diese entstehen aus der geschlechtlichen Verbindung zweier Arten oder Varietäten oder Rassen, während die halben Mutanten aus selbstbefruchteten Individuen innerhalb der reinen Linien des Versuchsgartens hervorgehen. Ihnen fehlt somit das wesentliche Merkmal des Bastardes. Da sie aber in der Kopulation ungleicher Sexualzellen ihren Ursprung finden, kann man sie auch Hybridmutanten nennen, wenn man nur darauf achtet, daß dieser Name nicht zu Verwechselungen führt. Die Bedeutung dieser Vorstellung für früher beobachtete Mutationen in anderen Pflanzengruppen erörtert de Vries (32) S. 193. Wir wollen hier in einem speziellen Falle verfolgen, wie die Dinge nach ihm bei Oenothera liegen.

In der ursprünglichen Oe. grandiflora habe eine Mutation in einem Teil von Gameten in ochracea stattgefunden. Die ursprünglich einförmige grandiflora habe nun zur Hälfte in ochracea mutierte Sexualzellen. Es werden sich also normale grandiflora-Gameten mit ochracea-Gameten in 50 % der Fälle verbinden; diese werden dann die jetzige grandiflora ergeben. Außerdem treten aber noch 25 % einer schwächlich gelben Form, die homozygotische ochracea auf und 25 % taube Samen. Das Zustandekommen dieser tauben Samen erklärt sich de Vries durch das Hinzukommen einer zweiten Mutation, welche in der grandiflora einen letalen Faktor hervorgebracht hat. Treffen 2 grandiflora-Gameten mit letalem Faktor zusammen, so führt dies zum Absterben. Reine grandiflora kommt also nie zur Ausbildung und steckt in den tauben Samen. Der aktive Faktor der ochracea dominiert aber über den letalen der grandiflora, so daß ochracea × grandiflora lebensfähig ist.

Bei Oe. Lamarckiana liegt der Fall aber insofern noch anders, als hier nicht ein Viertel, sondern $^2/_4$ tauber Samen vorkommen. Für Lamarckiana nimmt de Vries nun an, »daß sie zwei Typen von Gameten hat, welche beide einen letalen Faktor führen, daß diese Faktoren aber derart verschiedene sind, daß sie in gegenseitiger Verbindung ihre Wirkung aufheben. »Die beiden Arten von Gameten nennt Renner gaudens und velans; zweckmäßiger können wir sie als typische und velutina-Gameten bezeichnen. Ihr Vorhandensein erklärt die Erscheinung der Bastardzwillinge, welche nach Verbindung mit den bereits genannten Arten auftreten. Die typischen geben dann die laeta, welche in der Tracht und in vielen Merkmalen mit der Lamarckiana überein-

stimmen, und die anderen geben den velutina-Zwilling. Bei der Selbstbefruchtung von Oe. Lamarckiana entstehen nun zu einem Viertel typische, einem anderen Viertel reine velutina-Keime und zur Hälfte Individuen, welche aus der Verbindung einer typischen und einer velutina-Sexualzelle hervorgegangen sind. Die Keime der beiden ersten Viertel haben bereits denselben letalen Faktor und gehen somit früh zugrunde; sie liefern die leeren Samen. In den übrigen hebt sich die Wirkung jener Faktoren auf, die Keime werden lebensfähig und die aus ihnen hervorgehenden Pflanzen setzen die Art anscheinend rein und einförmig fort.

Wie jede Art im Pflanzen- und Tierreich nach unserer Ansicht durch eine oder mehrere Mutationen aus einer vorhergehenden entstanden sein muß, so dürfte somit auch Oe. Lamarckiana ihre jetzigen Merkmale durch Mutationen erlangt haben, insoweit sie sie nicht unmittelbar von ihren Vorfahren geerbt hat. Den einen letalen Faktor könnte sie von Oe. grandiflora oder einer anderen Art herübergenommen haben, den anderen hat sie vermutlich neu erlangt. Die Differenzierung in typische und velutina-Gameten ist gleichfalls vielleicht älter als die Art selbst, da sie ja auch bei O. grandiflora vorkommt.«

Aus diesen Sätzen ersieht man, daß der Unterschied der beiden Auffassungen jetzt nur noch ein sehr geringer ist. De Vries braucht jetzt nicht mehr mit alljährlich auftretenden Massenmutationen als Ursprung der Spaltung in F_1 zu rechnen, wie noch 1917. Viel seltenere Mutationen in Verbindung mit Kombinationen führen zum gleichen Ziel. Um so interessanter ist aber eine Beobachtung von de Vries (29), derzufolge er über das Zustandekommen eines Bastardzwillings, der velutina, auf dem Wege der Mutation berichtet. In seiner Rasse Lamarckiana lata × semilata beobachtete er das Auftreten einer ursprünglich als blandina bezeichneten Mutation, welche er als mit dem Zwilling velutina durchaus übereinstimmend erkannte. Wie die echte Zwillingsvelutina besitzt sie im Gegensatz zu Lamarckiana volle Keimkraft und gibt mit den Arten, mit welchen Lamarckiana Zwillinge ergibt, nur velutina. Bei der Kreuzung mit Lamarckiana tritt in der ersten Generation eine Spaltung in zwei bzw. drei Typen auf. Etwa die Hälfte der Bastarde sind der Oe. blandina zum Verwechseln ähnlich; sie werden als velutina bezeichnet, während die andere, Lamarckiana ähnliche Hälfte als laeta aufgeführt wird. Unter den laeta gibt es zwei verschiedene, interessante Klassen. Die eine, laeta letalis, besitzt zur Hälfte oder mehr taube Samen, die andere, laeta rediviva, fast nur gesunde Samen. Die laeta rediviva wird uns noch weiter beschäftigen.

Auch nach dieser neuen Beobachtung bleibt also als prinzipielle Differenz zwischen de Vries und Renner: Bei jenem steht am An-

fange des Ganzen eine progressive Mutation, bei diesem eine Kombination. Gemeinsam aber für beide sind Abspaltung der Komplexe und die letalen Kombinationen.

Mit diesen Erkenntnissen über die »Mutationskreuzungen«, die wir de Vries und Renner verdanken, dürfen wir nun aber die Frage nach den Mutationen bei Oenothera schlechtweg nicht durcheinanderwerfen, so sehr auch de Vries für beide gleiche Ursachen annimmt. Im Gefolge der Kreuzungen zweier Arten oder im Gefolge der Selbstbestäubung einer Bastardart entstehen immer gesetzmäßig dieselben Formen, die Mutationen aber pflegen oft nur sehr selten, ganz gelegentlich, aufzutreten und nach ihrer Herkunft geht nun die Frage.

4. Die Mutationen.

Hans Winkler sagt in seiner Arbeit »Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen«: »Die Mutation der Oenothera-Arten ist seit den grundlegenden Arbeiten von de Vries so eingehend und nach so verschiedenen Gesichtspunkten untersucht worden, daß eine gewisse, wenn auch noch nicht eine endgültige Klärung der Ansichten darüber eingetreten ist. Sie besteht im wesentlichen in der Erkenntnis, daß es sich dabei nicht, wie de Vries ursprünglich wollte, einheitlich um das sprunghafte Auftreten neuer Typen handelt, sondern daß verschiedene Kategorien von Mutationen zu unterscheiden sind, die verschieden aufzufassen und zu erklären sind.«

A. Die Chromosomenänderungen.

Seit den Arbeiten von Lutz und Stomps wissen wir, daß eine Reihe von Mutationen bei Oenothera-Arten, es handelt sich bekanntlich um Oe. gigas, semigigas, lata und semilata, mit Chromosomenvermehrung Hand in Hand gehen. Die einzelnen Daten sind so häufig zusammengestellt worden, daß es hier überflüssig wäre, näher darauf einzugehen. Die Frage aber, ob die Chromosomenvermehrung das ursächliche Moment oder eine Begleiterscheinung dieser Mutanten sei, ist noch bis in die letzte Zeit Gegenstand der Diskussion gewesen. Während in erster Linie Gates die Chromosomenvermehrung als ursächliches Moment für die gigas-, lata- usw. Mutanten auffaßte, vertraten Johannsen, Heribert Nilson, Lotsy und in letzter Zeit noch vor allem Stomps die entgegengesetzte Ansicht. Erst durch Winklers experimentelle Erzeugung von gigas-Formen bei Solanumarten, welche offenbar auf Verdoppelung des Chromosomensatzes zurückzuführen sind, ist die Sache wohl dahin entschieden worden, daß die Chromosomenvermehrung auch bei den Oenotheren das primäre ist. Den Lesern dieser Zeitschrift

liegt die Winklersche Arbeit vor und es ist infolgedessen unnötig, auf diese Daten hier näher einzugehen. Von Interesse ist aber, wie Renner diese Vorgänge mit seiner Komplextheorie in Verbindung bringt.

Das Zustandekommen der gigas aus Lamarckiana stellt Renner sich vor durch Zusammentreten der diploiden Keimzellen mit beiderseits velans × gaudens aus der Lamarckiana. Die gigas aus Lamarckiana wäre dann nach Renner (gaudens + velans) × (gaudens + velans). Heribert Nilsons verschiedene Riesenformen faßt Renner dann teils als triploide semigigas auf, z. B. stricta als (gaudens + velans) gaudens, excelsa als (gaudens + velans) × velans, auf diese Weise die Verschiedenförmigkeit der Riesenformen erklärend. Das nähere vgl. Renner, (16), S. 255ff.

B. Die übrigen Mutationen.

Lassen wir aber nun die auf Chromosomenvermehrung beruhenden Mutationen beiseite, so wäre die weitere Frage zu erörtern, wie das Zustandekommen der übrigen Mutationen mit Renners Theorie der Komplexheterozygotie in Verbindung steht. Renner sucht das Zustandekommen der Mutanten in erster Linie aus Kombinationen und Austauschvorgängen bei den Kreuzungen der Komplexe nur in Bastardform lebensfähiger Arten zu erklären. Durch das dauernde Zusammentreffen der Komplexe werden die Affinitäten der in den Komplexen steckenden Faktoren erschüttert; es treffen Komplexe zusammen, deren einzelne Faktoren verschiedene Affinitäten zueinander haben und so werden Faktoren ausgetauscht oder abgerissen, welche dann zur Abspaltung von neuen Typen oder eben den Mutanten führen. So stellt sich Renner beispielsweise wohl das Zustandekommen der Mutante rubrinervis so vor, daß ein Faktorenaustauch zwischen velans und gaudens stattgefunden habe, wodurch die Gameten paenevelans und subvelans zustande gekommen seien, die dann zusammen rubrinervis ergeben (16, S. 268).

Zunächst hatte ja aber Renner eine solche zusammengesetzte Bastardnatur nur für Lamarckiana angenommen. Um die Anschauung Renners von dem Auftreten der Mutationen durch Kombination in den Bastardarten zurückzuweisen, wurde von verschiedenen Seiten die Feststellung von Mutanten auch in alten, reinen Arten als beweisend angenommen. Z. B. hat Stomps sich besonders darum bei Oe. biennis bemüht. Nachdem er früher gelegentlich einer Kreuzung zwischen Oe. biennis und biennis cruciata einige Mutanten, wie nanella und gigas, aufgefunden hatte, hat Davis diese Mutationen als im Gefolge einer Kreuzung auftretend bezeichnet und hinzugefügt: »No species of Oenothera is perhaps so free from suspicion as to its gametic purety

(as Oe. biennis). If Stomps can obtain mutations from tested material of the Dutsh biennis grown in pure lines, he will have the basis of a strong argument« (1913, S. 567). Stomps hat gigas, nanella und sulfurea in »reinen Linien« von Oe. biennis auftreten sehen; aber heute, wo auch für biennis der Bastardcharakter postuliert wird, sind solche Tatsachen nicht mehr beweisend. Von anderer Seite, durch Bartlett, wurde versucht, in kleinblütigen, autogamen Oenotherenarten Mutationen festzustellen (1915). Er fand dort sehr auffällige Mutationen in verschiedenen Richtungen und hält sie als etwas von Bastardierungsfolgen Verschiedenes.

Zweifellos würde man auch nach Renner erwarten müssen, daß Mutationen in reinen, isogamen Arten nicht zur Beobachtung kämen. Das Studium solcher Arten wäre zu diesem Zwecke besonders aufzunehmen. Auch wäre zu klären, warum manche Arten, wie Oe. muricata, trotz Bastardnatur vielfach durchaus ohne Mutationen gefunden werden, warum in anderen Fällen bestimmte Mutationen, wie die cruciata von biennis, nur außerordentlich selten auftreten usw. (vgl. dazu Stomps, 20, S. 182, aber auch Heribert Nilson, 12). Natürlich bietet uns etwa die Antwort, die Komplexe bei seltener auftretenden Mutationen seien stabiler, keine Erklärung des Problems.

Von besonderem Interesse wäre andererseits auch die Frage, ob die nach Atkinson Zwillingsbastarde abgebenden Arten pycnocarpa und nutans (vgl. die Rennersche Deutung, 16, S. 254) wirklich, wie Atkinson versichert, keine Mutanten abgeben, was nach Renners Theorie recht auffallend wäre.

Weiter wäre im Anschluß an Renners Befunde naturgemäß die Frage zu verfolgen, ob die Mutabilität mit dem Gehalt an tauben Samen ceteris paribus parallel geht. Nach den Untersuchungen von de Vries scheint dies nicht der Fall zu sein. Er fand bei mutierenden Arten teils den halben (Lamarckiana, suaveolens), teils annähernd vollen Gehalt (Oe. biennis, biennis Chicago, grandiflora, gigas) der Samen. Auch ist hierzu die neuerliche Mitteilung von Interesse, daß die laeta rediviva, welche keine tauben Samen bildet, gleicherweise mutiert wie die laeta letalis mit bis zu 78 % tauben Samen.

Wollen wir aber die Mutationen alle durch gegenseitige Einwirkung der Komplexe aufeinander einwirkend erklären, so ist natürlich der ursprünglich von de Vries postulierte Charakter durchaus verloren. Die Oenotherenmutanten sind eben dann keine Mutanten mehr im Sinne von de Vries; eine Genumbildung, eine Allogonie kommt dann nicht mehr in Frage. Um diese Anschauung zu beweisen, bliebe aber wohl noch sehr viel zu tun übrig. Renner weist selbst darauf hin, daß die

Oenotheren zur Entscheidung der Mutantenfrage wegen der dort auftretenden Komplikationen das denkbar ungeeignetste Material darstellen. Ich glaube aber, bei der weiten Fassung, welche, wie wir gleich sehen werden, der Begriff der Mendelschen Regel heute mit all seinen Hilfsannahmen bekommen hat, wird eine kritische und klare Unterscheidung von Kombinationsspaltung und Allogonie überhaupt sehr schwer zu erlangen sein.

5. Stellung zur Mendelschen Regel.

Renner schließt seine Befunde durchaus der Mendelschen Regel an und betrachtet sie als Sonderfall derselben. Es ist sehr viel in der Literatur darüber diskutiert worden, ob die Mendelsche Regel eine allgemeine Bedeutung habe, oder ob ihre Anwendungsmöglichkeit eine beschränkte sei. Gerade bei den Bastardierungserscheinungen in der Gattung Oenothera hat man ja über diese Frage sehr viel gehandelt. Noch jüngst hat Lotsy auf Grund der Rennerschen Untersuchungen an Oenothera die »Mutantenbildung« von der Mendelschen Regel zu trennen versucht und »une décomposition devriesienne«, die er sich auf einer Art Chimärennatur des Kernes beruhend denkt, der Mendelspaltung gegenübergestellt. Er betont weiter, als wichtige Unterschiede der von de Vries und Renner bei Oenothera beschriebenen Bastardspaltung vor allen die folgenden beiden Punkte:

»Même des »Hybrides« de plantes aussi différentes qu' O. muricata et O. Lamarckiana ne forment que deux sortes de gamètes et celles-ci sont toujours indentiques à celles d'où le bastard en question est issu.«

Die erste Tatsache, daß bei der Bastardspaltung von Oenothera nur zwei verschiedene Gameten gebildet werden, nicht sehr zahlreiche, wie gewöhnlich, betrachtet er als différence fondamentale, wenn auch nicht essentielle. Zum andern aber faßt er als wichtigste Differenz, daß die Oenotherenbastarde dieselben Gameten bilden, wie die, von denen sich der Bastard herleitet. Das letztere führt ihn zu seiner Annahme der Chimärennatur des Kernes.

Renner weist das letztere Bedenken dadurch zurück, daß nach seinen neuereren Erfahrungen die von Lotsy betonte Gametengleichheit in Wirklichkeit gar nicht in dem früher auch von ihm angenommenen Maße bestehe (vgl. [18] S. 665).

Es erscheint mir nun aber in dem heutigen Stadium, in welchem sich das ganze Problem befindet, von Wichtigkeit einmal darauf einzugehen, was wir heute als Mendelsche Regel auffassen. Es ist zweifellos, die Anschauungen über den Begriff der Mendelschen Regel sind verschiedentlichen Wandlungen unterworfen gewesen.

Betrachten wir zunächst, wie sich die Mendelsche Regel anfangs in den Köpfen der Wiederentdecker dargestellt hat und benützen wir da beispielsweise die Darstellung von Correns. Correns sagt in Ber. 18, 1900, S. 166. »Mendel kommt zu dem Schlusse, daß die Erbsenhybriden Keim- und Pollenzellen bilden, welche ihrer Beschaffenheit nach in gleicher Anzahl allen konstanten Formen entsprechen, welche aus der Kombinierung der durch Befruchtung vereinigten Merkmale hervorgehen, oder, wie man mit den hier benützten Ausdrücken sagen kann: Der Bastard bildet Sexualkerne, die in allen möglichen Kombinationen die Anlagen für die einzelnen Merkmale der Eltern vereinigen, nur die desselben Merkmalspaares nicht. Jede Kombination kommt annähernd gleich oft vor. Sind die Elternsippen nur in einem Merkmalspaar (zwei Merkmalen: Aa) verschieden, so bildet der Bastard zweierlei Sexualkerne (A, a), die gleich denen der Eltern sind; von jeder Sorte 50 % der Gesamtzahl. Sind sie in zwei Merkmalspaaren (4 Merkmalen; A, a; B, b) verschieden, so gibt es viererlei Sexualkerne (AB, Ab, aB, ab); von jeder Sorte 25 % der Gesamtzahl. Sind sie in drei Merkmalspaaren (6 Merkmalen: A, a; B, b; C, c) verschieden, so existieren achterlei Sexualkerne (ABC, ABc, AbC, Abc, aBC, aBc, abC, abc), von jeder Sorte 12,5 % der Gesamtzahl etc.

Dies nenne ich die »Mendelsche Regel«, schließt Correns.

In seiner Arbeit »Über Levkojenbastarde« (Zur Kenntnis der Grenzen der Mendelschen Regel) sagt Correns das Folgende: »Zunächst erlaube ich mir aber, die beiden Mendelschen Regeln, um deren allgemeine Gültigkeit sich ja das Folgende in erster Linie dreht, ganz kurz anzuführen.

I. Die erste Regel, die Prävalenzregel, läßt sich so formulieren. Der Bastard gleicht in den Punkten, in denen sich seine Eltern unterscheiden, immer nur dem einen oder dem anderen Elter, nie beiden zugleich.

II. Die zweite Regel, die Spaltungsregel, lautet: Der Bastard bildet Sexualkerne, die in allen möglichen Kombinationen die Anlagen für die einzelnen differierenden Merkmale der älteren vereinigen, von jedem Merkmalspaar aber immer nur je eine; jede Kombination wird gleich oft gebildet.

In der Folge hat man die Prävalenzregel von den Mendelschen Regeln abgetrennt. Man hat gefunden, daß sie eine beschränkte Gültigkeit hat und daß dort, wo sie nicht gültig ist, die Spaltungsregel doch noch sehr wohl gültig sein kann. Man hat hierbei auch insofern sehr wohl getan, als die Prävalenz schon vor Mendel eine wohl bekannte Erscheinung war. (Die dezidierten Bastarde Gaertners.)

In dem genannten Aufsatz über die Levkojenbastarde zeigte aber Correns dann weiter, daß auch die Spaltungsregel offenbar nichts Einheitliches ist. Er hatte ja bekanntlich gefunden, daß Blütenfarbe und Behaarung gemeinsam vererben können und er sagt (S. 12): »Eine Trennung der Anlagen tritt wohl ein, und bei allen Paaren, aber nur zwischen den Komponenten desselben Merkmal- resp. Anlagenpaares, nicht auch zwischen denen verschiedener Paare. Die von jedem Elter gelieferten Anlagen bleiben stets beisammen. — Es geschieht also nur ein Teil des nach der Spaltungsregel zu Erwartenden.

Es liegt nahe anzunehmen, daß die Spaltung überall, wo sie eintritt, in derselben Weise geschieht, und es von der Anordnung der Anlagen vor ihrem Beginn abhängt, was dabei herauskommt. Diese wäre dann das wirklich Entscheidende.

Bis das aber bewiesen ist, sind zweierlei Spaltungen zu unterscheiden, die, welche die Komponenten der Merkmalspaare spaltet, die zygolyte, und die, welche die Erbmasse einer Sippe in ihre einzelnen Anlagen zerlegt, die seirolyte. Bei den Erbsen, dem Mais usw. finden wir beide, bei Matthiola nur die zygolyte.« Merkmale, welche zygolyte Spaltung zeigen, nennt Correns später schizogon, die, welche das nicht tun, homoeogon.

In seinen Vererbungsgesetzen hat Correns dann die zygolyte Spaltung als Spaltungsregel, die seirolyte Spaltung als Gesetz der Unabhängigkeit der Merkmale gekennzeichnet (S. 14).

Wir sehen, daß schon bis hierhin mit der wachsenden Erkenntnis die Auffassung der Mendelschen Regel mannigfachen Wandlungen unterworfen war. Es war zweifellos sehr bedeutsam, daß die einzelnen Teile der ursprünglichen Mendelschen Regel voneinander getrennt wurden, da nur so ein freier Fortschritt zu erwarten war.

Schon seit Jahren ist aber der Begriff der Mendelschen Regel wiederum nicht unerheblich verschoben worden. Es geht das besonders klar daraus hervor, wenn wir die jetzige Auffassung der Mendelschen Regel mit dem Satze von Correns (Scheinbare Ausnahmen von der Mendelschen Spaltungsregel für Bastarde) 1902 (S. 169) vergleichen. Damals heißt es: »denn das wesentliche der Spaltungsregel liegt doch nach Mendel selbst darin, daß die verschiedenen Keimzellen in gleichen Zahlen gebildet werden.« Heute sind wir davon durchaus abgekommen. Bei Koppelungserscheinungen werden die verschiedenen Keimzellen nach der Theorie in durchaus verschiedenen Zahlen gebildet.

Was ist nun aber heute die Mendelsche Regel: Zur Illustration der heutigen Anschauung sei auf die folgenden beiden Absätze aus

Baurs Einführung hingewiesen. Es heißt da (nach Erörterung der einfachen monohybriden Spaltung): »Diese Annahme, daß ein solcher Bastard zweierlei Sexualzellen bildet — zweierlei männliche sowohl wie zweierlei weibliche — und zwar zu je 50%, ist der Kernpunkt der Mendelschen Theorie. Alles andere ist sekundär und unwichtig.« Der Kernpunkt der Mendelschen Regel liegt also hiernach einmal in der Trennung der Merkmale und zweitens in der Trennung in einem bestimmten Zahlenverhältnis.

S. 84 aber heißt es: »Wir sehen also, daß die beiden Unterschiede der zwei ursprünglich gekreuzten Rassen ganz unabhängig voneinander sich auf die Gameten des Bastardes verteilen oder, wie man zu sagen pflegt, ganz unabhängig voneinander »mendeln«. Auch dieses Gesetz hat schon Mendel gefunden und mit aller Schärfe präzisiert.«

Wir stehen also hier wieder den beiden, schon von Correns als wesentlich bezeichneten, ursprünglich allerdings untrennbar vereinten Teilen der Mendelschen Regel gegenüber, dem Spaltungsgesetz und dem Gesetz der Unabhängigkeit der Merkmale. Nur das Spaltungsgesetz wird von Baur als das Wesentliche aufgefaßt, das Gesetz der Unabhängigkeit der Merkmale gilt als sekundär und unwichtig. Es ist nicht zu bezweifeln, daß sich heute gezeigt hat, daß der zygolytischen Spaltung eine besondere Bedeutung zukommt. Wollte man aber deswegen nur in der zygolyten Spaltung das Wesen der Mendelschen Regel erblicken, so würde man wohl einmal recht willkürlich verfahren, z. a. aber sicher auch nicht richtig. Zygolyte Spaltung war schon vor Mendel (Naudin, Gärtner usw.) dem Wesen nach, soweit das mit den damaligen Kenntnissen möglich war, bekannt. Correns (Bot. Zeitung 1900, Sp. 232) sagt: »Rückschläge zu den Stammestypen waren schon vor Mendel bekannt, ja Naudin hatte 1861 bereits zu ihrer Erklärung eine »disjonction des deux essences spécifiques dans le pollen et les ovules de l'hybride« angenommen«. Erst durch die Beobachtung seirolyter Spaltung, wodurch die Fassung der einzelnen Merkmale und der Zahlenverhältnisse möglich wurde, ist der wesentliche Fortschritt durch Mendel erreicht worden (vgl. Lehmann, Experimentelle Unters. über Artbastardierungen, Naturw. Wochenschr. 1912) und Correns sagt (Bot. Zeitung 1900, Sp. 232): »das Verdienst Mendels ist 1. die Zurückführung des »spezifischen« Charakters auf die einzelnen Merkmalspaare, die ihn bilden und der Hinweis auf deren Unabhängigkeit und 2. der Nachweis, daß die Spaltung stets und gesetzmäßig auftritt.« Zygolyte und seirolyte Spaltung gemeinsam machen das Wesen der Mendelschen Regel aus. Wenn sich heute gezeigt hat, daß das Gesetz der Unabhängigkeit der Merkmale nicht allgemein gilt, so sollte man, meine

ich, folgern, die Mendelsche Regel gilt nicht allgemein, wie das Correns ja in seinem Aufsatz: Zur Kenntnis der Grenzen der Mendelschen Regeln seinerzeit schon dargelegt hat. So wenig das an den Tatsachen ändert, so wichtig ist es m. M. n. für eine weitere klare Fassung des ganzen, an sich schon kompliziert genug gewordenen Vererbungsproblems[1].

Bei Renner ist nun das Gesetz der Unabhängigkeit der Merkmale oder besser Gene ganz in den Hintergrund getreten. Ein Aufmendeln nach Genen, wie es die ursprüngliche Mendelsche Regel fordert, ist ein Spezialfall geworden (vgl. Lehmann, Über Bastardierungsuntersuchungen in der Veronicagruppe agrestis. 1914, S. 167). Über die Wege, welche die Gene bei der Reduktionsteilung gehen, entscheiden Affinitäten zwischen den Genen innerhalb der Komplexe. Die Komplexe zwar spalten, gehen also nach der Mendelschen Spaltungsregel; sie verhalten sich wie Mendelsche Monohybriden. Innerhalb der Komplexheterozygotie aber kann dann noch typische Mendel sche Faktorenheterozygotie vorkommen, in den weitaus meisten Fällen kommt es nicht dazu.

Nachdem die Mendelsche Regel, wie wir sehen, Wandlungen nach verschiedenen Seiten erfahren hat, nachdem sich vor allem die Autonomie der Merkmale oder seirolytische Spaltung nicht allgemeingültig erweisen ließ, handelt es sich noch darum, ob die Spaltungsregel selbst allgemeine Gültigkeit hat, oder mit den Worten der Nomenklatur von Correns, ob auch homoeogone Merkmale möglich sind. In vielen Fällen sind scheinbar homoeogone Merkmale sicher als schizogone aufgeklärt worden, oder die scheinbare Nichtspaltbarkeit ist auf andere Gründe zurückgeführt worden. Wie die Sache aber im einzelnen liegt, wird sich, ehe wir nicht näher in die Vorgänge bei der Reduktionsteilung hineinzusehen in der Lage sind, wozu ja allerdings jetzt vielleicht Ansätze vorhanden sind, immer nur durch eingehende Untersuchungen verschiedenster Art und letzten Endes durch sichere Zahlenverhältnisse feststellen lassen. Mit Sicherheit ist bisher noch kein Fall aufgeklärt worden, wo das Ausbleiben der Spaltung bewiesen wäre. Ich habe aber bei Gelegenheit meiner Veronicauntersuchungen darauf hingewiesen, daß sich auch Allelomorphe in gewissen Fällen bei der Reduktionsteilung in F_1 nicht voneinander trennen könnten, wenngleich für die dort beobachteten abweichenden Fälle natürlich auch andere Ursachen sich noch als ausschlaggebend erweisen könnten. Andererseits ist aber für die in den Komplexen von Oenothera zusammengeschlossenen Gene die Spaltung im einzelnen zumeist noch durchaus nicht erwiesen. Wir

[1]) Man vergleiche auch den Gebrauch des Wortes »Mendeln«. Er geschieht zumeist im Sinne zygolyter + seirolyter Spaltung.

können uns vielmehr sehr wohl vorstellen, daß die bei der Reduktionsteilung zwischen den Genen spielenden Affinitäten auch hie und da zeitweise als Allelomorphe auftretende Gene zusammenführen können und trotz heterozygotischen Vorhandenseins sich wieder zur Stabilität ins Gleichgewicht setzen. Nach Renners neuesten Mitteilungen (S. 665) scheinen ähnliche Vorgänge, wie sie von Rosen für Erophila und von mir für Veronica angenommen wurden, auch für Oenothera zu bestehen. Renner sagt: »Nach den bis jetzt bekannten Tatsachen hat es den Anschein, daß gewöhnlich eine neue Verbindung zweier Oenotherenkomplexe zunächst einen echten Bastard im Sinne Lotsys liefert und daß erst weiterhin aus der zunächst spaltenden Hybride mehr oder weniger stabile Komplexheterozygoten hervorgehen, ähnlich wie Rosen das Konstantwerden der späteren Bastardgenerationen von seinen Erophila Kreuzungen beschrieben hat.«

Die weiteren Untersuchungen werden wohl nach und nach zeigen, ob, was ja jetzt die allgemeine Anschauung ist, auch hier die zygolytische Spaltung stets eintritt. Natürlich wird das bei der großen Kompliziertheit des Materials auf große Schwierigkeiten stoßen. Erst dann aber werden wir auch mit Sicherheit sagen können, in welchem Verhältnis die Mutationen zu den Mendelschen Regeln stehen.

Die ausgezeichneten Rennerschen Untersuchungen haben uns also wohl zu der Überzeugung geführt, daß die Komplexe bei Oenothera der Mendelschen Spaltungsregel folgen, was die Gene tun, darüber aber sind wir in der Mehrzahl der Fälle noch nicht unterrichtet, ebensowenig wie wir das Verhalten der Mutanten in ein bestimmtes Verhältnis zur Mendelschen Regel bringen können.

6. Die Radikale.

Naturgemäß sind die postulierten Gesetze, welche den Faktorenaustausch beherrschen, derzeit noch durchaus ins Dunkle gehüllt. Renner sagt (S. 277): »Affinität soll nur ein handliches Wort für die unbekannten Momente sein, die den Faktorenaustausch bedingen; ob diese Momente chemischer Natur, in der Konstitution der Keimplasmen begründet, oder räumlicher Art, in der Struktur eines morphologisch definierten Vererbungsapparates gegeben sind, bleibt dabei offen.« Von grundlegender Bedeutung für die Kenntnis dieser Gesetzmäßigkeiten würde naturgemäß die nähere Kenntnis dessen sein, was wir unter den Genen oder Faktoren zu verstehen haben. Ich habe 1914 die Anschauung geäußert, daß die Auffassung der Gene als Radikale chemischer Verbindungen, wie sie heute häufig und auch von Renner eteilt wird, zu Bedenken Anlaß bietet. Renner hat in einer An-

merkung (16) S. 247 hervorgehoben, daß er meine Bedenken gegen diese Auffassung nicht teilen könne. Ohne mich hier vorläufig weiter in spezielle Auseinandersetzungen verlieren zu wollen, möchte ich nur wiederholen, daß mir auch heute noch dieselben Bedenken gegen die Identifikation der Gene mit Radikalen wie damals von Bedeutung zu sein scheinen.

1. Zunächst kann es sich, wie ich damals auseinandersetzte, bei all diesen »Vererbungsreaktionen« nur um rückläufige Reaktionen handeln. Daß aber die Vererbungsvorgänge auf solchen Reaktionen beruhen, dürfte derzeit durch nichts sicher gestützt sein.

2. Wenn wir zwei durch ein Merkmalspaar verschiedene Sippen miteinander kreuzen, erhalten wir aus der F_1, abgesehen von den beiden ursprünglichen Formen, stets ein Intermediär- bzw. Mischungsprodukt, wenn auch auf reziproke Weise; bei einer chemischen Reaktion entstehen zwei, zumeist sehr verschiedene Reaktionsprodukte.

3. Bei dem Zustandekommen einer solchen rückläufigen Reaktion sind nach den Erfahrungen der Chemie nicht die Regeln der Wahrscheinlichkeit, sondern die Mengenverhältnisse der aufeinander wirkenden Stoffe für die Lage des Gleichgewichtes das Ausschlaggebende.

Vielleicht kann man sich zu dem einen oder anderen Punkte im Zusammenhange mit den Kreuzungserscheinungen auch andere Vorstellungen bilden. Vorläufig erscheint es mir aber nicht an der Zeit, solche Gedankengänge allzusehr ins einzelne auszuspinnen. Bei den einfachsten, von uns bisher weitaus am tiefsten durchschauten Vererbungsvorgängen der Farben stehen wir, wie die Auseinandersetzungen von Wheldale vor nicht allzulanger Zeit zeigten, rein chemisch all diesen Fragen noch so hilflos gegenüber, die Enzyme, über die wir so sehr im Dunkeln tappen, treten so stark in den Vordergrund der Erörterung, daß wir m. M. n. rein chemische Vorstellungen mehr zurücktreten lassen sollten. Mit Radikalen aber verbinden wir sehr bestimmte Vorstellungen chemischer Natur und die Übertragung dieser Bezeichnung auf die Vorgänge der Vererbung erscheint mir deshalb gewagt.

7. Parallele Mutationen und Entwickelungsgeschichte.

Schließlich müssen wir die so mannigfaltigen neueren Oenotherenuntersuchungen noch unter einem anderen Gesichtspunkt betrachten. Stomps (20) hatte zunächst darauf aufmerksam gemacht und gezeigt, daß in den verschiedensten Oenotherenarten ganz gleichartige Mutationen bzw. Neubildungen von Formen auftreten können. Er zeigte z. B. bei Oe. biennis das Auftreten einer nanella, gigas, sulfurea, alles Varianten, welche auch bei Lamarckiana, suaveolens usw. gefunden worden waren.

De Vries (33) weist nun auf die allgemeine Bedeutung dieser parallelen Artbildung hin. Er zeigt zunächst an den Onagraceen entnommenen Beispielen, daß solche parallele Mutationen auch die Artgrenzen überspringen können. Er weist auf cruciata-Formen bei Epilobium und Oenothera hin, erinnert an kronenlose Fuchsien und solche Formen von Oe. suaveolens usw. Er spricht diesen parallelen Mutationen eine besondere Bedeutung für das Zustandekommen des Formenreichtums der Pflanzen zu. In einer besonderen Abhandlung (28) sucht er dann auch darzutun, daß auch im Freien ganz ähnliche Mutationen, wie bei Oenothera, an der Artbildung mitwirken; als Beispiel führt er die von Willis beschriebenen endemischen Pflanzen von Ceylon auf.

Ich glaube, dieser parallelen Artbildung, etwas allgemeiner gefaßt, dem Auftreten immer derselben Abarten in nächstverwandten Arten einer Gattung kommt auch noch von anderer Seite eine besondere Bedeutung zu. Ich habe früher (diese Zeitschr. 1910, S. 577) darauf hingewiesen, daß in der Gattung Veronica, speziell in der Sektion Alsinebe, immer dieselben Merkmale artbildend auftreten. Dort war es die Griffellänge, die Blütenfarbe, das Verwachsensein der Kelchblätter, das Gezähntsein derselben, welche uns bei allen Artgruppen immer wieder von neuem als artbildend begegneten. Und so findet man dieses Verhalten sicher in manchen Pflanzengruppen. Ob wir nun dieses parallele Vor- und Zurücktreten derselben Merkmale in verwandten Gruppen als auf Mutation oder genauer Allogonie oder auf Kombination beruhend auffassen, es dürfte kaum zweifelhaft sein, daß es mit zu den stärksten Gegenbeweisen gegen die Presence- und Absence-Theorie gehört und unter diesem Gesichtspunkte wollte ich noch besonders auf diese parallele Artbildung hingewiesen haben.

8. Allgemeine Bedeutung der Oenotherenuntersuchungen. –

Ehe wir die Betrachtungen der neueren Oenotherenuntersuchungen abschließen, dürfen wir aber nicht versäumen, noch auf die allgemeine Bedeutung dieser Untersuchungen für die ganze Vererbungslehre hinzuweisen. Spaltungen in F_1, die Heterogamie, deren Kenntnis uns de Vries vermittelt hat, die homozygotisch nicht lebensfähigen Kombinationen, für welche uns Heribert Nilson das erste Beispiel erbracht hat, die tauben Samen und die Spaltung der Komplexe, welche uns Renner kennen gelehrt hat, eröffnen neue Perspektiven nach sehr verschiedenen Richtungen. Die Untersuchung der Keimungsverhältnisse der Samen, die Beschaffenheit der Sexualzellen und manches andere werden in Zukunft eine erhöhte Bedeutung bei Bastardierungsunter-

suchungen erlangen. Biologische, physiologische und anatomische Untersuchungen werden noch mehr, wie bisher, mit den Züchtungsuntersuchungen Hand in Hand gehen müssen.

Literatur.

1. Atkinson, Sorting and blending of "unit characters" in the zygote of Oenothera with twin and triplet hybrids in the first generation. Zeitschr. f. ind. Abstgs.- u. Vererbgsl. 1916. 193.
2. Bartlett, Additional Evidence of Mutation in Oenothera. Bot. Gaz. 1915. **59**, 1, 81.
3. Derselbe, Mass Mutation in Oenothera pratincola. Bot. Gaz. 1915. **60**, 2, 425.
4. Derselbe, Mutation en Masse. Amer. Naturalist. 1915. **49**, 129—139.

4a. Derselbe, The status of the Mutation Theorie, with especial reference to Oenothera. Amer. Naturalist. 1916. **50**, 513.

5. Davis, Mutations in Oenothera biennis. Ibid. 1913. **47**, 116—121.
6. Derselbe, Genetical studies on Oenothera. IV. 546—571.
7. Honing, Die Doppelnatur der Oenothera Lamarckiana. Zeitschr. f. ind. Abstgs.- u. Vererbgsl. 1911. **4**, 227.
8. Goldschmidt, Die Merogonie der Oenothera-Bastarde und die doppeltreziproken Bastarde von de Vries. Archiv für Zellforschung. 1912. **9**, 331—334.
9. Lotsy, L'Oenothère de Lamarck et la quintessence de la théorie du croisement. Arch. Néerl. des sc. exact. et nat. 1917. III B. 324.
10. Nilson, Heribert, Die Variabilität der O. Lamarckiana und das Problem der Mutation. Z. f. ind. Abstgs.- u. Vererbgsl. 1912. **8**, 89.
11. Derselbe, Die Spaltungserscheinungen der O. Lamarckiana. Lunds Univ. Aarskr. N. F. 1915. **12**.
12. Derselbe, Eine Mendelsche Erklärung der Verlustmutanten. Ber. d. d. bot. Ges. 1917. **34**, 870.
13. Renner, Befruchtung und Embryobildung bei Oenothera Lamarckiana und einigen verwandten Arten. Flora. 1914. **107**, 115.
14. Derselbe, Die tauben Samen der Oenotheren. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1916. **34**, 858.
15. Derselbe, Artbastarde und Bastardarten in der Gattung Oenothera. Ber. d. d. bot. Ges. 1917. **35**. 1. Generalversammlungsheft S. 21.
16. Derselbe, Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Zeitschr. f. ind. Abstgs.- u. Vererbgsl. 1917. **18**, 121.
17. Derselbe, Oenothera Lamarckiana und die Mutationstheorie. Die Naturwissenschaften. 1918. H. 4 u. 5.
18. Derselbe, Weitere Vererbungsstudien an Oenothera. Stahl-Festschrift. (Flora. 1918. 641—667.)

19. Stomps, Die Entstehung von Oe. gigas de Vries. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1912. **30,** 406—416.
20. Derselbe, Parallele Mutationen bei Oenothera biennis. Ibid. 1914. **32,** 179.
21. Derselbe, Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den Oenotheren. Biol. Centralbl. 1916. **36,**
22. Derselbe, Über die verschiedenen Zustände der Pangene. Ibid. 1917. **37,** 167.
23. de Vries, Gruppenweise Artbildung unter besonderer Berücksichtigung der Gattung Oenothera. 1913.
24. Derselbe, Über die Abhängigkeit der Mutationskoeffizienten von äußeren Einflüssen. Ber. d. d. bot. Ges. 1916. **34,** 2.
25. Derselbe, New dimorphic mutants of the Oenotheras. Bot. Gaz. 1916.
26. Derselbe, Biolog. Centralblatt. **35,** 166.
27. Derselbe, Gute, harte und leere Samen von Oenothera. Zeitschr. f. ind. Abstgs.- u. Vererbgsl. 1916. 239.
28. Derselbe, Die endemischen Pflanzen von Ceylon und die mutierenden Oenotheren. Biolog. Centralblatt. 1916. **36,** 1.
29. Derselbe, Oe. Lamarckiana mut. velutina. Bot. Gaz. 1917 (Jan.).
30. Derselbe, Kreuzungen von O. Lamarckiana mut. velutina. Z. f. ind. Abstgs.- u. Vererbgsl. 1918. **19,** 1.
29. Derselbe, Halbmutanten und Zwillingsbastarde. Ber. d. d. bot. Ges. 1917. **35,** 128.
32. Derselbe, Halbmutanten und Massenmutationen. Ibid. 1917. **36,** 193.
33. Derselbe, Phylogenetische und gruppenweise Artbildung. Stahl-Festschrift. (Flora. 1918. 208—226.)
34. Winkler, Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot. 1916. **8,** 417.

Stout, A. B., Fertility in Cichorium Intybus: Self-Compatibility and Self-Incompatibility among the offspring of self-fertile lines of descent.

Journ. of Genetics. 1918. **7,** 71—102.

Schon a. a. O. hatte Verf. über die Fertilitätsverhältnisse der Blüten von Cichorium Intybus berichtet und gezeigt, daß innerhalb selbststeriler Rassen dieser Pflanze gelegentlich selbstfertile Individuen auftreten. Auch in Rassen, deren Selbststerilität durch drei Generationen verfolgt und als vollständig erkannt worden war, konnte das Auftreten selbstfertiler Individuen beobachtet werden. In der vorliegenden Arbeit wird nunmehr der Nachkommenschaft der so entstandenen selbstfertilen Individuen besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Die Selbstfertilität wird durch mehrere Generationen hindurch verfolgt. Dabei ergibt sich, daß auch nach Selektion der am weitgehendsten selbstfertilen Individuen wie auch der Individuen mit der höchsten Nachkommenschaft an selbstfertilen

Pflanzen keine völlig selbstfertilen Rassen zu erzielen waren, im Gegenteil, stets wieder selbststerile Individuen auftraten. Die Selbstfertilität ließ sich durch Selektion kaum in erheblichem Maße steigern. Sie erwies sich zudem als eine recht variable Eigenschaft, deren Grad dadurch bestimmt wurde, daß die jedesmal erzeugte Samenanzahl mit der Zahl der Samen verglichen wurde, welche von unter Kontrolle bestäubten Blüten geliefert wurden. Es ergaben sich dabei alle Übergänge von vollkommener Selbststerilität zu vollkommener Selbstfertilität.

Ein Zusammenhang zwischen genotypischer Struktur und dem Auftreten von Selbststerilität bzw. Selbstfertilität ließ sich nicht erweisen. »All the sex cells of an F 4 plant which must have much the same germ-plasm constitution may fail to function together, while these of a sister plant may be highly functional.«

Auf Grund aller seiner Befunde glaubt Verf. Selbststerilität und Selbstfertilität bei Cichorium nicht als dominante oder rezessive Charaktere auffassen zu dürfen, welche nach der Mendel'schen Regel spalten. Er sagt: At this point one may venture to recognize that most of our misunderstanding (and assumed understanding as well) of the transmission of characters and of the nature of variation of all sorts is, no doubt, due to attempts to analyze all sorts of characters in terms of hereditary units. There has been a tendency to ascribe all sorts of characters, superficial, fundamental, all sorts of pattern effects in pigment distribution, minutely qualitative or quantitative differences of highly specialized organs, and general qualities of an organism as a whole to factors which, it would seem, are mostly thought of as corpuscular units serially arranged in the germ plasm. The inadequacies of the attempts to analyze self sterility on this basis are quite apparent both as to methods and results. — Neither compatibility nor incompatibility are fixed and unchanging characters in transmission and in expression, and are not to be considered as directly represented in the germ plasm by hereditary elements.

Verf. stellt sich die Bedingungen, welche die Selbststerilität und Selbstfertilität beherrschen, rein individuell vor und glaubt, daß sie hauptsächlich mit der Entwickelung der Geschlechtsorgane und Geschlechtszellen als solchen in Verbindung stehen. Lehmann.

Lehmann, Variabilität und Blütenmorphologie.

Biol. Centralbl. 1918, **38.**

Der Aufsatz vom Verf. liefert eine kritische Zusammenstellung unserer Erfahrungen auf dem Gebiete der Blütenvariationen, oder — wie man sich früher gerne ausdrückte — der Blütenanomalieen. Dieser Begriff

der „Anomalieen" wird zunächst einer historischen Betrachtung unterzogen. Die alten Autoren, insbesondere Linnée, legten den Hauptwert auf das, was vom Typus abführt, auf das Trennende, Ungewöhnliche, und so erhielten die Bildungsabweichungen den Stempel des Pathologischen. Die moderne Forschung schlägt, gestützt auf die Ergebnisse der Variabilitätslehre, den umgekehrten Weg ein. Sie sucht, wie schon Goethe es getan hat, das Extreme mit dem Normalen zu verbinden. Dazu liefert ihr die Variationsstatistik, die vor allem durch Pearson und seine Schule in freilich etwas extrem mathematischer Form zur Blüte gelangt ist, die notwendige Handhabe. Die Statistik erweist deutlich, daß die extremen Varianten durch kontinuierliche Bindeglieder mit dem Typus verknüpft sind und daß offenbar ein gemeinsames Gesetz allen Abwandlungen der Norm zugrunde liegt. Dieses Gesetz rein zur Darstellung zu bringen und die wirksamen biologischen Momente klar herauszuschälen, ist die vornehmste Aufgabe der statistischen Blütenforschung. Dabei hat sich schon eine Reihe wertvoller Tatsachen ergeben, vor allem hinsichtlich der Quirlzahlen, die in den Blütenkreisen auftreten. In erster Linie sind hier die Ernährungsfaktoren maßgebend. Durch die Bodenverhältnisse können die Kurvengipfel aller Blütenquirle nach der einen oder der andern Richtung verschoben werden, und der Experimentator hat es in der Hand, die Mittelwerte durch geeignete Selektion in beliebige Bahnen zu lenken. Mit den Ernährungsverhältnissen hängt es auch zusammen, daß an verschiedenen Stellen eines Blütenstandes verschiedene Quirlzahlen vorherrschen. Besonders an den extremen seitlichen Auszweigungen ist die Nahrungszufuhr oft ungünstig, und somit treffen wir hier niedere Mittelwerte an. Weiterhin sind auch Licht und Temperatur von Einfluß. Auf einem Zusammenwirken all dieser Faktoren beruht es wohl, daß innerhalb ein und derselben Vegetationsperiode die Zahlenwerte in gesetzmäßiger Weise schwanken. Dadurch kommt eine bestimmte Periodizität zustande. Hinsichtlich der Erblichkeit verhalten sich die Blütenvariationen verschieden. In manchen Fällen ist eine Übertragung von Generation zu Generation zweifellos nachgewiesen. Besonderes Augenmerk hat man in neuster Zeit auf die kausalen Zusammenhänge gerichtet, die zwischen den einzelnen Blütenkreisen bestehen. Es offenbaren sich hier vielfach recht intime Korrelationen, die manchmal in einer festen Verkopplung gleicher Zahlenwerte gipfeln wie bei den Petalen und Karpellen von Parnassia. Dem Aufsatz ist ein ausführliches Literaturverzeichnis beigefügt. P. Stark.

Neue Literatur.

Allgemeines.

Choate, H. A., The earliest glossary of botanical terms; Fuchs 1542. (Torreya. *1917.* **17,** 186—201.)
Hülsen, C., Römische Antikengärten des 16. Jahrhunderts. (Abh. Ak. Heidelberg. *1917.* **15,** 135 S.)
Schleichert, F., Anleitung zu botanischen Beobachtungen und pflanzenphysiologischen Experimenten. 2. Aufl. Langensalza. *1917.* 207 S.

Gewebe.

Hanson, H. C., Leaf structure as related to environment. (Amer. Journ. Bot. *1917.* **4,** 533—560.)
Jeffrey, E. C., The anatomy of woody plants. (Chicago, Univ. Press. *1917.* **10,** 478 S.)
Maybrook, A. C., On the haustoria of Pedicularis vulgaris Tournef. (Ann. of Bot. *1917.* **31,** 499—511.)
Schneider, A., The sphaerocytes of plants and their possible significance in plant growth and in neoplasmic formations. (Pacific Pharm. *1917.* 147—155.)
Souèges, R., s. unter Angiospermen.

Morphologie.

Koernicke, M., s. unter Ökologie.
Mattsson, L., Form och formvariationer hos lärken. Studier över trädens stambyggnad. (The form and form-variations of the lark.) (Medd. Statens Skogsförsökanst. *1916/17.* **13—14,** 841—922.)
—, Formklasstudier i fullslutna tallbestånd. (Eine Studie über die Formklassen der dichtgeschlossenen Kiefernbestände.) (Ebenda. 261—296.)
Riß, M. M., Die Antherenhaare von Cyclanthera pedata (Schrad.) und einiger anderer Cucurbitaceen. (Flora. *1918.* N. F. **11,** 541—559.)
Vöchting, H., Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. II. Die Polarität der Gewächse. Tübingen, H. Laupp. *1918.* 333 S.

Physiologie.

Brooks, S. C., A new method of studying permeability. (Bot. Gaz. *1917.* **64,** 306 ff.)
Burrill, I. J., und **Hansen, R.**, s. unter Bakterien.
Haas, A. R. C., Rapid respiration after death. (Proc. nation. Ac. Sc. U. S. A. *1917.* **3,** 688—691.)
Harris, J. A., and **Lawrence, J. V.**, Cryoscopic determinations on tissue fluids of plants of jamaican coastal deserts. (Bot. Gaz. *1917.* **64,** S. 285.)
Harvey, R. B., and **True, R. H.**, The influence of light and chlorophyll formation on the minimum toxic concentration of magnesium nitrate for the squash. (Amer. Journ. Bot. *1917.* **4,** 407—410.)
Jacobi, H., Wachstumsreaktionen von Keimlingen, hervorgerufen durch monochromatisches Licht. Teil 2. Blau und grün. (Denkschr. Ak. Wiss. Wien. *1917.* 13 S.)
Jacoby, M., Über eine einfache und sichere Methode der Ureasedarstellung aus Bakterien. (Biochem. Zeitschr. *1917.* **84,** 354—357.)
—, Über Fermentbildnng. 5. Mitt. (Biochem. Zeitschr. *1917.* **84,** S. 258.)

Kidd, F., and **West, C.**, The controlling influence of carbon dioxide. IV. (Ann. of Bot. *1917.* **31**, 457—487.)
Mac Dougal, D. T., and **Spoehr, H. A.**, Growth and imbibition. (Proc. amer. philos. Soc. *1917.* **56**, 289—352.)
Knight, R. C., Relative transpiration as a measure of the intrinsic transpiring power of the plant. (Ann. of Bot. *1917.* **31**, 351—359.)
Lehmann, E., Über die minimale Belichtungszeit, welche die Keimung der Samen von Lythrum Salicaria auslöst. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36**, 157—163.)
Loeb, J., The chemical basis of axial polarity in regeneration. (Science. *1917.* N. S. **46**, 547—551.)
—, The chemical basis of regeneration and geotropism. (Ebenda. 115—118.)
Monfort, C., s. unter Ökologie.
Moore, W., and **Willaman, J. J.**, Studies in greenhouse fumigation with hydrocyanic acid; physiological effects on the plant. (Journ. agr. Res. *1917.* **11**, 319—338.)
Nagai, I., On some reddish brown plant pigments. (P. N.) (Bot. Mag. Tokyo. *1917.* **31**, [259]—[271].)
Nakano, H., s. unter Algen.
Potter, M. C., Note on a method of demonstrating the heat of respiration. (Ann. of Bot. *1917.* **31**, 435—438.)
Renner, O., Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36**, 172—179.)
Shive, J. W., and **Martin, W. H.**, The effect of surface films of Bordeaux mixture on the foliar transpiring power in tomato plants. (Plant World. *1917.* **20**, 67—86.)
Stiles, W., and **Jörgensen, I.**, Studies in permeability. V. (Ann. of Bot. *1917.* **31**, 415—434.)
Tamm, O., s. unter Angewandte Botanik.
Tottingham, W. E., On the relation of chlorine to plant growth. (Johns Hopkins Univ. Circ. *1917.* **293**, 217—221.)
Trelease, S. F., A study of salt proportions in a nutrient solution containing chloride as related to the growth of young wheat plants. (Ebenda. 222—225.)
—, The relation of the concentration of the nutrient solution to the growth of young wheat plants in water-cultures. (Ebenda. 225—227.)
—, and **Free, E. E.**, The effect of renewal of culture-solutions on the growth of young wheat plants in water-cultures. (Ebenda. 227—228.)
Trier, F., Zur Kenntnis der Pektinstoffe. (Schweiz. Apoth.-Ztg. *1917.* **55**, 369—374.)
Ursprung, A., Energiekurven des vom Farbstoff grüner Blätter absorbierten Lichtes. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36**, 111—121.)
—, Über das Vorhandensein einer photochemischen Extinktion beim Assimilationsprozeß. (Ebenda. 122—135.)
Vansteenberge, P., L'autolyse de la levure et l'influence de ses produits de protéolyse sur le développement de la levure et des microbes lactiques. (Ann. Inst. Pasteur. *1917.* **31**, 601—630.)
Wibeck, E., s. unter Angewandte Botanik.

Fortpflanzung und Vererbung.

Baur, E., Über eine eigentümliche mit absoluter Koppelung zusammenhängende Dominanzstörung. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36**, 107—111.)
Castle, W. E., The rôle of selection in evolution. (Journ. Washington Ac. Sc. *1917.* **7**, 369—387.)
Davis, B. M., A criticism of the evidence for the mutation theory of de Vries from the behavior of species of Oenothera in crosses and in selfed lines. (Proc. nation. Ac. Sc. U. S. A. *1917.* **3**, 704—710.)

Frets, G. P., Gecompliceerde Mendelistische splitsingsverschijnselen bij de erfelijkheid van den hoofdvorm. (Versl. Verg. kon. Ak. Wet. Amsterdam. Afd. Wis- en Natk. *1917.* **26,** 946—955.)

Grier, N. M., Sexual dimorphism and variation in Ginkgo biloba I. (Torreya. *1917.* **16,** 225 ff.)

Hartmann, M., Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels (Entwicklung, Fortpflanzung, Befruchtung und Vererbung der Phytomonadinen [Volvocales]. II. Mitt. Über die dauernde, rein agame Züchtung von Eudorina elegans und ihre Bedeutung für das Befruchtungs- und Todproblem. (Sitzgsber. kgl. preuß. Ak. Wiss. *1917.* 760—776.)

Honing, J. A., Een steriele dwergworm van Deli-tabak ontstaan als bastaard. (A sterile dwarf form of Deli tobacco originated as a hybrid.) (Bull. Deli Proefstat. *1917.* **10,** 24 S.)

Kajanus, B., Über die Farbenvariation der Beta-Rüben. (Zeitschr. f. Pflanzenzücht. *1917.* **5,** 357—372.)

Koketsu, R., Serodiagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Gymnospermen. (Bot. Mag. Tokyo. *1917.* **31,** [227]—[242]).

Pascher, A., Über die Beziehung der Reduktionsteilung zur Mendelschen Spaltung. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 163—168.)

—, Oedogonium, ein geeignetes Objekt für Kreuzungsversuche an einkernigen, haploiden Organismen. (Ebenda. 168—172.)

Pearl, R., Die Inzucht und Verwandtschaftskoeffizienten in der In- und Verwandtschaftszucht. (Intern. agr.-techn. Rundschau. *1917.* **8,** 249—251.)

Tammes, T., De veredeling van het vlas in Nederland. (Med. Ver. Bevord. wet. Teelt. *1917.* **9,** 19 S.)

Ökologie.

Bach, S., Zur Pollenbiologie von Raps und Rübsen. (Zeitschr. f. Pflanzenzücht. *1917.* **5,** 337—345.)

Detjen, L. R., Pollination of the rotundifolia grapes. (Journ. Elisha Mitchell sc. Soc. *1917.* **33,** 120—127.)

Horst, W. A., Bloei en bevruchting bij Cocos nucifera. (Teysmannia. *1917.* **28,** 279—281.)

Kniep, H., Über die allgemeinen Ernährungsbedingungen im Meere. (Sitzgsber. phys.-med. Ges. Würzburg. *1917.* 13 S.)

Koernicke, M., Über die extrafloralen Nektarien auf den Laubblättern einiger Hibisceen. (Flora. *1918.* **11,** N. F., 526—539.)

Montfort, C., Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen als Voraussetzung der »physiologischen Trockenheit« der Hochmoore. (Zeitschr. f. Bot. *1918.* **10,** 257—362.)

Neger, F. W., s. unter Teratologie.

Nicolas, G., Fleurs accidentellement cléistogames chez l'Agave Sisalana Perrine. (Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord. *1917.* **8,** 227—231.)

Osvald, H., Om knoppskydden hos Geniostoma lasiostemon Blume och Leea sambucina Willd. (Über den Knospenschutz bei G. l. Blume und L. s. Willd.) (Svensk. bot. Tidskr. *1917.* **11,** 207—215.)

Riggenbach, E., Das biologische Herbarium. 2. Aufl. Basel. *1917.* 55 S.

Rudolph, K., Untersuchungen über den Aufbau böhmischer Moore. I. Aufbau und Entwicklungsgeschichte südböhmischer Hochmoore. (Abh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien. *1917.* **9,** 118 S.)

Zweigelt, F., Zur Frage der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß. (Verh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien. *1917.* **67,** 39—73.)

Algen.

Hartmann, S., s. unter Fortpfanzung und Vererbung.

Kniep, H., s. unter Ökologie.

Nakano, H., Untersuchungen über die Entwicklungs- und Ernährungsphysiologie einiger Chlorophyceen. (Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo. *1917.* **40**, 214 S.)
Naumann, E., Undersökningar öfver fytoplankton och under den pelagiska regionen försigg ende gyttje- och dybildningar inom vissa syd- och mellansvenska urbergsvatten. (Kgl. Svenska Vetenskapsak. Handl. *1917.* **56**, 6, 1—165.)
Pascher, A., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.
Piercy, A., The structure and mode of life of a form of Hormidium flaccidum A. Braun. (Ann. of Bot. *1917.* **31**, 513—537.)

Bakterien.

Burrill, I. J., and **Hansen, R.**, Is symbiosis possible between legume bacteria and non-legume plants? (Bull. Illinois Agr. Exp. Stat. *1917.* **202.**)
Stanford, E. E., and **Wolf F. A.**, Studies in Bacterium solanacearum. (Phytopathology. *1917.* **7**, 155—165.)

Pilze.

Bachmann, E., Der Thallus von Didymella Lettauiana Keißl. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. *1918.* **48**, 290 295.)
Castella, F. de, Notes on downy mildew (Plasmopara viticola, B. and de T.). (Journ. Dep. Agr. Victoria. *1917.* **15**, 685—700.)
Elliott, J. A., Taxonomic characters of the genera Alternaria and Macrosporium. (Amer. Journ. Bot. *1917.* **4**, 439—476.)
Eriksson, J., Über den Ursprung des primären Ausbruches der Krautfäule, Phytophthora infestans (Mont.) de By., auf dem Kartoffelfelde. (Ark. för Bot. *1917.* **14**, 1—72.)
Höhnel, F. von, Über die Gattung Leptosphaeria Ces. et de Not. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36**, 135—140.
Hotson, J. W., Notes on bulbiferous fungi with a key to described species. (Bot. Gaz. *1917.* **64**, 265.)
Jaap, O., Fungi selecti exsiccati. Serie 33 und 34. N⁰ 801—850 und Supplement N⁰ 46—49. Hamburg. *1917.*
Kern, F. D., North American species of Puccinia on Carex. (Mycologia. *1917.* **9**, 205—238.)
Knuchel, H., Der Stand der Hausschwammforschung. (Schweiz. Zeitschr. Forstw. *1917.* **68**, 141—149.)
Korff, G., Der Malvenrost. (Heil- und Gewürzpfl. *1917.* **1**, 143—146.)
Lendner, A., Un Sclerotinia parasite du Matthiola valesiaca (Gav.) Boiss. (Bull. Soc. bot. Genève. *1917.* 2. **9**, 21—29.)
Lindau, G., et **Sydow, P.**, Thesaurus litteraturae mycologicae et lichenologicae. Pars 2. Capt. VIII. Lipsiis, Borntraeger. *1917.* **5**, 161—320.)
Maire, R., Schedae ad Mycothecam Boreali-Africanam. (Bull. Soc. Hist. nat. Afrique Nord. (*1917.* **8**, 242—261.)
Mundt, C., Danmarks spiselige Svampe. Kortfattet vejledning till at benytte Svampene som Naeringsmiddel og till at undgaa Forgiftninger ved dem. 3., udg. Kjöbenhavn. *1917.* 125 S.
Murrill, W. A., Illustrations of fungi. XXVI. (Mycologia. *1917.* **9**, 185—190.)
Penard, E., Observations sur une Chytridinée des terres antarctiques. (Bull. soc. bot. Genève. *1917.* 2. **9**, 7—8.)
Sawyer, jr., W. H., The development of Cortinarius pholideus. (Amer. Journ. Bot. *1917.* **4**, 520—532.)
Schwarz, E., Über Vergiftungen mit dem Knollenblätterschwamm (Amanita phalloides). (Abh. nat. Ges. Rostock. *1917.* 19 S.)

Stevens, N. E., und **Hawkins, L. A.,** s. unter Teratologie,

Tanaka, T., New Japanese fungi. Notes and translations. I. (Mycologia. *1917.* **9,** 167—172.)

Thaxter, R.. New Laboulbeniales, chiefly dipterophilous American species. (Proc. Amer. Ac. Arts and Sc. *1917.* **52,** 649—721.)

Vansteenberge, P., s. unter Physiologie.

Weber, L., Farbentafeln zur Bestimmung der Pilze. 42 naturgetreue farbige Bilder mit Beschreibung der hauptsächlichsten eßbaren und giftigen Pilze. Leipzig. *1917.*

Weese, J., Beiträge zur Kenntnis der Hypocreaceen. 1. Mitt. (Sitzgsber. ksl. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. *1916/17.* **125,** 465—575.)

Weir, J. R., Montana forest tree fungi. I. Polyporaceae. Mycologia. *1917.* **9,** 129—137.)

Zeller, S. M., Studies in the physiology of the fungi. III. (Ann. Missouri Bot. Gard. *1917.* **4,** 93—164.)

Flechten.

Bachmann, E., Neue Flechtengebilde. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 150—157.)

Lindau, G., und **Sydow, P.,** s. unter Pilze.

Sättler, H., Allgemeines und Methodisches aus der Lichenologie. (Aus der Natur. *1916/17.* **13,** 138—143, 182—190.)

Moose.

Mac Leod, J., Quantitative description of ten british species of the genus Mnium. (Journ. Linn. Soc. London Bot. *1917.* **44,** 1—58.)

Farnpflanzen.

West, C., A contribution to the study of the Marattiaceae. (Ann. of Bot. *1917.* **31,** 361—414.)

Willis, J. C., Further evidence for age and area; its applicability to the ferns, etc. (Ann. of Bot. *1917.* **31,** 335—349.)

Gymnospermen.

Koketsu, R., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.

Pearson, H. H. W., and **Thomson, M. R. H.,** On some stages in the life history of Gnetum. (Trans. R. Soc. S. Africa. *1917.* **6,** 231—269.)

Angiospermen.

Bitter, G., Solana nova vel minus cognita XVI. (Rep. Spec. nov *1917.* **15,** 93—98.)

Brown, M. M., The development of the embryo-sac and of the embryo in Phaseolus vulgaris. (Bull. Torrey bot. Club. *1917.* **44,** 535—544.)

Macbride, J. F., and **Payson, E. B.,** Anelsonia, a new genus of Cruciferae. (Bot. Gaz. *1917.* **64,** 79—81.)

Mörner, C. Th., Primula sibirica Jacq. I. Dess bottniska utbredningsområde. II. Öfversikt öfver dess varietaters nomenklatur. (P. s. Jacq. I. Ihr botanisches Verbreitungsgebiet. II. Übersicht der Nomenklatur ihrer Varietäten.) (Svensk. bot. Tidskr. *1917.* **11,** 217—225.)

Palm, B., and **Rutgers, A. A. L.,** The embryology of Aucuba japonica. (Rec. Trav. bot. néerland. *1917*. **14,** 119—126.)
Riß, M. M., s. unter Morphologie.
Souèges, R., Embryogénie des Alismacées. Différenciation du cône végétatif de la tige chez le Sagittaria sagittaefolia L. (C. R. Ac. Sc. Paris. **155,** 1014—1017.)

Pflanzengeographie. Floristik.

Audas, J. W., Victorian grasses. (Journ. Dep. Agr. Victoria. *1917*. **15,** 711—723.)
Braun-Blanquet, J., und **Hatz, C.,** Materialien zur Bündnerflora. (Jahrber. natf. Ges. Graubündens. *1917*. N. F. **57,** 39—53.)
Brown, W. H., Merrill, E. D., and **Yates, H. S.,** The revegetation of Volcano Island, Luzon, Philippine Islands, since the eruption of Toal Volcano in 1911. (Philippine Journ. Sc. C. Bot. *1917*. **12,** 177—248.)
Dinter, K., Index der aus Deutsch-Südwestafrika bis zum Jahre 1917 bekannt gewordenen Pflanzenarten. (Rep. Spec. nov. *1917*. **15,** 77—92.)
Keller, R., Beiträge zur Kenntnis der Oberhalbsteiner-Rosen (Kt. Graubünden). (Vierteljahrsschr. natf. Ges. Zürich. *1917*. **62,** 671—675.)
—, Studien über die geographische Verbreitung schweizerischer Arten und Formen des Genus Rubus. 3. Mitt. (Ebenda. 651—666.)
Leonard, E. C., The Astereae of Ohio. (Ohio Journ. Sc. *1917*. **18,** 33—58.)
Linkola, K., Vanhan kultuurin sauralaiskasveja maamme ruderati ja rikkaruohokasvistossa. (Geogr. För Finland Tidskr. »Terra«. **29,** 125—152.)
Merrill, E. D., An interpretation of Rumphius's Herbarium Amboinense. (Publ. Bur. Sc. Manila. *1917*. **9,** 395 S.)
Parish, S. B., An enumeration of the Pteridophytes and Spermatophytes of the San Bernardino Mountains, California. (Plant World. *1917*. **20,** 163—178, 208—223, 245—259.)
Rudolph, K., s. unter Ökologie.
Schneider, C., Arbores fruticesque chinenses novi. I—II. (Bot. Gaz. *1917*. **63,** 398—405, 516—523.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

Eriksson, J., s. unter Pilze.
Faes, H., Les maladies des plantes cultivées et leur traitement. 2. édit. Lausanne. *1917*. 276 S.
Grossenbacher, J. G., Crown-rot of fruit-trees: histological studies. (Amer. Journ. Bot. *1917*. **4,** 477—512.)
Harter, L. L., Podblight of the Lima bean (Phaseolus lunatus L.) caused by Diaporthe phaseolorum. (Journ. agr. Res. *1917*. **11,** 473—504.)
Korff, G., s. unter Pilze.
Jaap, O., Zoocecidien-Sammlung. *1917*. Serie 19 und 20. No. 451—500.
Lendner, A., s. unter Pilze.
Neger, F. W., Über Bakterienkrankheiten (Bakteriosen) der Pflanzen. (Aus der Natur. *1916/17*. **13,** 108—117.)
Rudolph, B. A., A new leaf-spot disease of cherries. (Phytopathology. *1917*. **7,** 188—197.)
Stevens, N. E., and **Hawkins, L. A.,** Some changes produced in strawberry fruits by Rhizopus nigricans (Phytopathology. *1917*. **7,** 178—184.)
Tijmstra, S., Vergelijkend onderzoek van eenige slijmzieke en niet-slijmzieke gronden. (Vergleichende Untersuchung einiger schleimkranker und nichtschleimkranker Tabakböden.) (Bull. Deli Proefstat. Medan, Sumatra. 1917. **9,** 1—41.)
Tisdale, W. H., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.

Wehmer, C., Leuchtgaswirkung auf Pflanzen 4, Die Wirkung des Gases auf das Wurzelsystem von Holzpflanzen, Ursache der Gaswirkung. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 140—150.)

Angewandte Botanik.

Brockmann-Jerosch, A., Die ältesten Nutz- und Kulturpflanzen. (Vierteljahrschr. natf. Ges. Zürich. *1917.* **66,** 80—103.)

Fürstenberg, M., Die Soja, eine Kulturpflanze der Zukunft und ihre Verwertungsmöglichkeiten. Berlin. *1917.* 40 S.

Krafft, G., Lehrbuch der Landwirtschaft auf wissenschaftlicher und praktischer Grundlage (4 Bände). Bd. II. Pflanzenbaulehre. 10. Aufl. bearbeitet von C. Fruwirth. Berlin. *1917.*

Leisi, E., Die thurgauischen Parkbäume und Ziersträucher. (Mitt. thurgau. natf. Ges. *1917.* **22,** 3—71.)

Neye, L., Die Pflanzenbaulehre. (Spezieller Acker- und Pflanzenbau.) 6. Aufl. Hildesheim. *1917.* **6,** 244 S.

Nowacki, A., Anleitung zum Getreidebau auf wissenschaftlicher und praktischer Grundlage. 6. Aufl. Berlin. *1917.* **6,** 244 S.

Pönicke, W., Die Fruchtbarkeit der Obstbäume, ihre physiologischen Ursachen und ihre Einleitung auf künstlichem Wege. 2. Aufl. Stuttgart. *1917.* 134 S.

Stutzer, A., Ist Magnesia ein wichtiger Düngstoff?. Berlin, P. Parey. *1917.*

Tamm, O., Om skogssjordsanalyser. (Über Waldbodenanalysen.) (Medd. Statens Skogsförsöksanst. *1916/17.* **13—14,** 235—260.)

Weinzierl, T. von, Neue Sorten von Futtergräsern. (Zeitschr. landw. Versuchsw. Österreich. *1917.* **20,** 451—487.)

Wibeck, E., Om aftergroning hos tallfrö. (Verspätung der Keimung nordschwedischen Kiefernsamens bei Freilandssaat.) (Medd. Statens Skogsförsöksanst. *1916/17.* **13—14,** 201—234.)

Zimmermann, E., Die Bedeutung tropischer Ölfrüchte, insbesondere der Ölpalme für die deutsche Wirtschaft. (Beih. z. Tropenpfl. *1917.* **17,** 205—265.)

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.

Untersuchungen über den Anthocyanstoffwechsel auf Grund der chemischen Eigenschaften der Anthocyangruppe.

Von

Kurt Noack.

Einleitung.

Die Untersuchungen Willstätter's und seiner Mitarbeiter[1] über die Chemie der Anthocyane haben eine sichere Grundlage für die physiologische Forschung geschaffen. Vorliegende Untersuchung befaßt sich in enger Anlehnung an die Befunde Willstätter's mit den chemischen Prozessen, die beim Sichtbarwerden der Anthocyanfärbung das Endglied, beim Verschwinden der Färbung das Anfangsglied des in seinem Gesamtverlauf noch nicht bekannten Farbstoffaufbaus und -abbaus bilden, ohne daß die bei den hier untersuchten Pflanzen gefundenen Prinzipien als die einzigen in der Natur verwirklichten angesehen werden sollen. Außerdem soll noch über einige andere, mit dem Vorkommen des Anthocyans in Zusammenhang stehende Erscheinungen berichtet werden.

So zahlreich die über die Bildung des Anthocyans vorhandenen Untersuchungen und Anschauungen sind, so entbehren sie doch alle, soweit sie vor den Willstätterschen Untersuchungen entstanden sind, einer tatsächlichen Grundlage. Die nach Willstätter erschienenen Arbeiten haben, insofern sie

[1]) Willstätter und Mitarbeiter. Liebigs Annalen. **401**, 1913. S. 189. Sitzgsber. pr. Ak. d. Wiss. Berlin. 1914. S. 402, 769, 886. Liebigs Annalen. **408**, 1915. S. 1. Ebenda. **412**, 1916. S. 113.

überhaupt diese neu erschlossenen Kenntnisse berücksichtigen, keine Aufklärung in Fragen des Anthocyanstoffwechsels gebracht.

Vorerst mögen die Befunde Willstätter's in großen Zügen mitgeteilt werden.

Die zahlreichen von W. untersuchten Anthocyane sind im Prinzip von gleicher Konstitution und stellen Mono- oder Diglukoside von Abkömmlingen des β-Phenyl-Benzo-γ-Pyryliums dar, die sich voneinander durch Zahl und Stellung angelagerter Hydroxyl- und Methylgruppen unterscheiden. Für das Glukosid wählte W. den Namen »Anthocyanin«, für die zuckerfreie Farbstoffkomponente »Anthocyanidin« als Gattungsbezeichnung. Als Beispiel mögen die Konstitutionsformeln des Anthocyanidins der Kornblume, Cyanidin, und der Weintraube, Oenidin, in Form ihrer Chloride mitgeteilt werden:

Cyanidinchlorid.

Oenidinchlorid.

Die Anthocyanine enthalten Glukose, Galaktose und Rhamnose, wobei zwei verschiedene Zuckerarten in einem Molekül vereinigt sein können und wohl auch der noch nicht näher untersuchte Ort der Zuckerbindung bei den einzelnen Anthocyaninen variieren kann. Ein und dasselbe Anthocyanin kann in verschiedenen Pflanzen vorkommen, wie auch eine Pflanze verschiedene Anthocyanine enthalten kann.

Die zuckerfreie Farbstoffkomponente kommt nach W. in der lebenden Pflanze sehr selten vor; er fand sie nur in einigen Traubensorten als in saurer Lösung roten Farbstoff.

Die bekannte Abhängigkeit der Farbe der Anthocyane von der Reaktion des Lösungsmittels wird von W. auf folgende Ursache zurückgeführt. Die Anthocyanine und Anthocyanidine sind in Verbindung mit Pflanzen- oder Mineralsäuren (vgl. obige

Formeln) im allgemeinen rot; in neutraler Lösung bildet der Farbstoff ein inneres Salz von violetter Farbe; in alkalischer Lösung, die meist blau ist, liegt ein Alkalisalz des Farbstoffs in Form seines inneren Oxoniumsalzes vor.

Für die vorliegende Untersuchung im besonderen wesentlich sind folgende Eigenschaften der Anthocyane:

1. Die Anthocyanine werden durch Erhitzen in verdünnter Mineralsäure leicht in Anthocyanidin und Zucker gespalten. Nun sind die diglukosidischen Anthocyane, soweit sie nicht Rhamnose enthalten, in Amylalkohol sehr schwer, die zuckerfreien Farbstoffkomponenten darin sehr leicht löslich, so daß eine saure Anthocyaninlösung vor der Hydrolyse beim Schütteln mit Amylalkohol an diesen keinen Farbstoff abgibt, während sich aus der hydrolysierten Lösung das abgespaltene Anthocyanidin mit Amylalkohol quantitativ ausschütteln läßt. Bei den Monoglukosiden und den Rhamnose enthaltenden Diglukosiden läßt sich die Trennung der beiden Stufen nicht auf diese Weise ohne weiteres bewerkstelligen, da sich ihre glukosidische Form zwischen Säure und Amylalkohol verteilt.

Diese Reaktion gelingt nicht nur mit den chemisch reinen Diglukosiden, sondern ist auch mit sauren Filtraten von Pflanzenextrakten ausführbar. W. hat bei einer größeren Zahl von Pflanzen die Verteilung des Farbstoffs zwischen Amylalkohol und verdünnter Säure dadurch bestimmt, daß er ½ bis 2 g des frischen Pflanzenmaterials mit einigen ccm verd. Schwefelsäure unter Zusatz von Seesand verrieb, auf der Nutsche absaugte und das Filtrat mit Amylalkohol ausschüttelte. In die Amylalkoholschicht geht häufig etwas Anthocyanin mit über, das sich jedoch durch Waschen mit Wasser, verd. Säure oder Na-Acetatlösung vollständig entfernen läßt, während das nach Hydrolyse des Filtrats in Amylalkohol übergehende Anthocyanidin durch diese Waschmittel nicht zum geringsten Teil ausgezogen werden kann.

Beim Schütteln mit verdünnter Sodalösung geht das Anthocyanidin gemäß seinem sauren Charakter quantitativ in diese über. Jedoch stellt sich hierbei, soweit Pflanzenextrakte verwendet werden, meist nicht der für das jeweilige Anthocyanidin typische Farbumschlag ein, da im Amylalkohol flavonartige

Begleitstoffe mit enthalten sein können, die in Sodalösung mit intensiv gelber Färbung übergehen, so daß eine Mischfärbung resultiert.

2. Anthocyanine und Anthocyanidine isomerisieren sich in wäßriger oder alkoholischer Lösung zu farblosen bzw. schwach gefärbten Verbindungen, aus denen auf Säurezusatz der Farbstoff quantitativ zurückgebildet wird. Hierbei gilt nun die Regel, daß sich die Anthocyanine (auch die monoglukosidischen) schon in der Kälte sehr rasch isomerisieren und ebenso rasch wieder zum Farbstoff regenerieren lassen, während sich die Anthocyanidine erst beim Erhitzen mit Säure rasch isomerisieren und auch die Umkehrung des Prozesses analogen Charakter aufweist.

3. Die Anthocyane werden von Oxydations- und Reduktionsmitteln leicht angegriffen. Reduktion ergibt farblose, Oxydation gelbe, noch nicht näher untersuchte Verbindungen.

4. Die Anthocyane stehen in naher Beziehung zu den in den Pflanzen weitverbreiteten Flavonen. Es ist W. gelungen, Quercetin zu Cyanidin zu reduzieren, eine Reaktion, die nebenbei bemerkt die Synthese des Cyanidins bedeutet.

Zur Untersuchung unter den eingangs erwähnten Gesichtspunkten erschienen solche Pflanzen besonders geeignet, deren vegetative Organe im Frühjahr mit größeren Anthocyanmengen in Erscheinung treten und den Farbstoff nach kurzer Zeit verlieren.

I. Untersuchungen an Polygonum compactum Hook.

A. Voruntersuchung.

Die Laubsprosse dieser Pflanze entstehen von Ende April bis Ende Mai aus ihren an unterirdischen Ausläufern sitzenden Anlagen und besitzen während der ersten Tage nach dem Emporkommen über den Boden intensiv rot gefärbte Blätter. In den nächsten Tagen blaßt die rote Farbe ab, um schließlich in reines Chlorophyllgrün überzugehen. (Die jungen Blätter an den Vegetationspunkten älterer Sprosse haben nur wenig Anthocyan.) Während der Farbänderung wachsen die Blätter nur wenig, so daß das Verschwinden der roten Färbung nicht

auf einer Verteilung unveränderten Anthocyans auf eine größere Oberfläche beruht.

Werden einige rote Blätter nach der oben angegebenen Methode auf Anthocyanin untersucht, so ergibt sich, daß der filtrierte saure Extrakt an Amylalkohol nur Spuren von rotem Farbstoff abgibt, die sich durch Waschen mit Wasser oder verdünnter Säure sofort daraus entfernen lassen. Wird die vom Amylalkohol abgetrennte wäßrige Schicht mit stärkerer Schwefelsäure und einigen Tropfen verdünnter Salzsäure versetzt und ca. 10 Min. im siedenden Wasserbad erhitzt, so läßt sich der rote Farbstoff mit Amylalkohol quantitativ ausschütteln. Der Zusatz von Salzsäure erwies sich als notwendig, da die schön rote Lösung beim Erhitzen ohne HCl-Zusatz sich nach gelbstichig-hellrot oder rötlichgelb verfärbt, während bei Gegenwart von HCl der ursprüngliche Farbton erhalten bleibt. Zwar ist der Teilungskoëffizient der Anthocyane zwischen Salzsäure und Amylalkohol nach Willstätter nicht unendlich, jedoch so groß, daß er bei den hier in Betracht kommenden, relativ geringen Farbstoffkonzentrationen nicht ins Gewicht fällt.

Die Polygonum-Blätter enthalten also Anthocyanin als Diglukosid mit scharfen Verteilungsverhältnissen gegenüber Amylalkohol und verdünnter Säure. Welches von den verschiedenen Anthocyaninen hier vorliegt, ist Aufgabe rein chemischer Untersuchung und hat für den vorliegenden Zweck keine wesentliche Bedeutung.

Das Verhalten der verschiedenen Lösungen gegen Soda ist folgendes: der nicht erhitzte saure Extrakt wird bei vorsichtigem Versetzen mit verdünnter Sodalösung blauviolett; schon bei ganz geringem Überschuß an Soda schlägt die Farbe über gelbbraun nach braun um. Wird die nach Hydrolyse erhaltene amylalkoholische rote Lösung mit Sodalösung vorsichtig versetzt und ausgeschüttelt, so nimmt die wäßrige Schicht intensiv gelbgrüne Färbung an, während der Amylalkohol farblos wird; Säurezusatz liefert wieder rote, amylalkoholische Lösung. Es sind also auch bei Polygonum Begleitstoffe vorhanden, die sich mit Sodalösung intensiv färben.

Die mikroskopische Untersuchung der Blätter weist darauf hin, daß sich diese »Begleitstoffe« zum mindesten teilweise in

räumlicher Trennung vom Anthocyan befinden. Das Anthocyan ist fast ausschließlich in der Epidermis enthalten, nur einige subepidermale Palissadenzellen zeigen blaßrote Färbung. Werden Blattquerschnitte mit 3 proz. Sodalösung behandelt, so sind die Epidermiszellen nach einiger Zeit violett, ein kleiner Teil von ihnen schmutzig grün gefärbt, während sich das Mesophyll ziemlich stark gelb oder gelbgrün verfärbt.

Infolge der Anwesenheit dieser flavonartigen Stoffe hat auch die von Willstätter zur Charakterisierung der verschiedenen rein dargestellten Anthocyane benutzte Farbreaktion mit $FeCl_3$ in alkoholischer Lösung keine ausschlaggebende Bedeutung. Da zur Anstellung dieser Reaktion die Farbstofflösung neutral sein muß und im vorliegenden Falle amylalkoholische Lösungen vorlagen, wurde das Verfahren, wie aus folgendem hervorgeht, modifiziert. Wird die anthocyanidinhaltige, amylalkoholische Schicht mit Na-Acetat und dann noch mit Wasser ausgewaschen, hierauf mit Alkohol im Überschuß und einem Tropfen sehr verdünnter $FeCl_3$-Lösung versetzt, so entsteht eine tief blaugrüne Färbung. Farbloser, vor dem Erhitzen des sauren Extraktes hergestellter amylalkoholischer Auszug gibt, ebenso behandelt mit $FeCl_3$, intensive, rein grüne Färbung. Es spricht also auch diese Reaktion für die Anwesenheit von flavonartigen Substanzen neben dem Anthocyan.

Auch in mikroskopischen Schnitten läßt sich mit $FeCl_3$ keine eindeutige Reaktion erzielen, da die anthocyanhaltigen Zellen sich mit $FeCl_3$ teils grün, teils schwarzviolett färben. Dies könnte von der experimentell nicht beeinflußbaren verschiedenen Reaktion der einzelnen Zellinhalte herrühren, da die zumeist in Violettfärbung sich äußernde Reaktion der reinen Farbstoffe mit $FeCl_3$ wie erwähnt nur in neutraler Lösung vor sich geht.

B. Das Vorkommen von isomerisiertem Anthocyanidin in den lebenden Blättern.

Wie eingangs erwähnt, fand Willstätter Anthocyanidin als Bestandteil der lebenden Pflanzen nur in einigen Traubensorten und zwar als Farbstoff. Da es nun Willstätter bei seinen im wesentlichen auf die Reindarstellung der Anthocyane

gerichteten Untersuchungen darauf ankam, mit anthocyanreichen Organen, d. h. mit fertig ausgebildeten Blüten und Früchten zu arbeiten, und der Farbstoff dieser Organe wohl in erster Linie um seiner Farbe wegen gebildet wird, lag es nahe, die Blätter von Polygonum, deren Farbstoff in augenscheinlicher Weise eng mit dem allgemeinen Stoffwechselgetriebe verbunden ist, auf das Vorhandensein der zuckerfreien Farbstoffkomponente zu untersuchen,

Der filtrierte saure Extrakt von roten Blättern, die Ende April 4 Stunden nach Sonnenaufgang gepflückt worden waren, wurde unerhitzt mit Amylalkohol ausgeschüttelt. Der Amylalkohol war nach Waschen leicht gelb gefärbt und gab bei mehreren weiteren Waschungen keinen Farbstoff an die Waschflüssigkeit ab. Wurde die so vorbehandelte, salzsäurefreie amylalkoholische Lösung mit 5 proz. Schwefelsäure versetzt und im Wasserbad bei 100° erhitzt, so trat auch nach viertelstündigem Erhitzen außer einer Vertiefung des gelben Farbtones keine Veränderung auf. Wurden dagegen vor dem Erhitzen der Schwefelsäure 0,3 ccm einer ca. 17% HCl enthaltenden Salzsäure hinzugefügt, so trat beim Erhitzen nach ca. 5 Minuten blaßrote Färbung in der Amylalkoholschicht auf, die sich bei weiterem Erhitzen in 15 Minuten zu schön roter Farbe verstärkte; wurden 0,6 ccm derselben Salzsäure hinzugefügt, so war die Amylalkoholschicht schon in 5 Minuten schön rot gefärbt und blieb wochenlang unverändert. Beim Schütteln mit der unterschichteten Säure wurde an diese keine Spur des Farbstoffs abgegeben. Die ohne HCl erhitzte amylalkoholische Lösung wurde bei nachträglichem Zusatz von HCl und darauffolgendem Erhitzen nicht mehr gerötet. Eine zweite Ausschüttelung des ursprünglichen Extrakts gab mit HCl erhitzt nur noch Spuren des Farbstoffs, die dritte Ausschüttelung blieb fast farblos.

An Sodalösung gab die rote amylalkoholische Lösung ihre sämtlichen Farbstoffe mit intensiver Gelbgrünfärbung ab; nach rasch darauffolgendem Ansäuern wurde die wässrige Schicht rot und gab den Farbstoff quantitativ wieder an den Amylalkohol ab. Daß diese Gelbgrünfärbung mit Soda eine Mischreaktion darstellt, (vgl. S. 563) geht auch daraus hervor, daß die dritte Amylalkoholausschüttelung an Soda noch intensiv gelb gefärbten

Farbstoff abgab, obwohl der Gehalt des Amylalkohols an rotem Farbstoff gleich Null war. Mit $CaCO_3$ versetzt wurde die rote amylalkoholische Lösung zuerst violett, dann farblos, auf Säurezusatz und Erhitzen rasch wieder rot. Mit $FeCl_3$ versetzt, gab die neutralisierte, mit Alkohol im Überschuß versetzte amylalkoholische Lösung eine über schmutzigviolett nach dunkelgrün gehende Färbung, die also ebenfalls eine Mischreaktion darstell.

Zwischen dieser als Anthocyanidin anzusprechenden Substanz und dem von Willstätter untersuchten Anthocyanidin besteht vielleicht insofern ein Unterschied, als im vorliegenden Fall zur Herstellung des Farbstoffs aus der Pseudobase Salzsäure erforderlich ist. Ob Willstätter auf derartige Verschiedenheiten im Verhalten der Anthocyanidinpseudobasen gegen Salzsäure und Schwefelsäure gestoßen ist, ist nicht ersichtlich, da sich seine Angaben meist nur auf das Verhalten dieser Stoffe gegen Salzsäure beziehen. Es ist daher zu betonen, daß sich das Polygonum-Anthocyanidin, das aus dem Anthocyanin der Blätter durch Säurehydrolyse gewonnen wurde, gegen Schwefelsäure ebenfalls anders als gegen Salzsäure verhält. Ein nur Schwefelsäure enthaltender roter Extrakt aus (roten) Blättern verliert bei Erhitzen seine rote Farbe und wird, wie schon erwähnt, hellrot oder orange, während bei Salzsäure-Gegenwart der ursprüngliche Farbton erhalten bleibt. Vielleicht läßt sich diese Verschiedenheit im Verhalten gegen Mineralsäuren mit Erscheinungen, die aus der Flavonreihe bekannt sind, vergleichen: die Methyläther des Quercetins (z. B. Rhamnetin) vereinigen sich wohl mit Schwefelsäure, nicht jedoch mit Halogenwasserstoffsäuren.

Zu bemerken ist noch, daß in eigenen Versuchen an reinem Cyanidinchlorid festgestellt wurde, daß in Analogie zu dem Chromogen von Polygonum die Pseudobase chemisch bekannten Anthocyanidins gegenüber Amylalkohol und verdünnter Säure dieselben Verteilungsverhältnisse aufweist wie der Farbstoff.

Im ganzen ergibt sich aus den Versuchen folgendes: der aus dem Blätterextrakt in Amylalkohol überführbare Stoff verhält sich wie ein zur farblosen Pseudobase isomerisiertes Anthocyanidin.

Was die Menge dieses Anthocyanidins im Vergleich zu em im Extrakt vorhandenen Anthocyanin betrifft, so stand

sie bei den hier untersuchten stark rot gefärbten Blättern um ein Mehrfaches hinter dem Anthocyaningehalt zurück.

Das Vorkommen des isomerisierten Anthocyanidins ist nicht auf die jungen roten Blätter beschränkt; Extrakte aus älteren Blättern, sowie aus fertig entwickelten, rein grünen Blättern gaben an Amylalkohol ebenso die Pseudobase des Farbstoffs ab. Bei beiden, roten wie grünen Blättern ist jedoch der Gehalt an Anthocyanidin Schwankungen unterworfen, deren Ursache im nächsten Abschnitt untersucht werden wird.

Merkwürdig ist die Tatsache, daß sich in den Polygonumblättern Anthocyanidin nie in Form seines roten Farbstoffsalzes findet und andererseits das Anthocyanin nicht oder jedenfalls nicht in merklichem Maße in Form seines farblosen Isomeren in der Pflanze vorhanden ist. Extrakte aus jungen und alten Blättern gaben nie vor der Erhitzung einen amylalkoholischen Auszug, der auch nur im geringsten rot gefärbt gewesen wäre; ferner zeigten Blätter, im Stadium der Entrötung in Säure gelegt, in der Kälte kein Auftreten von rotem Farbstoff an grünen Stellen, wie es bei einer Umwandlung der Anthocyaninpseudobase zum Farbstoff der Fall sein müßte[1]; ebenso waren auch die sauren Extrakte rein grüner Blätter immer ungefärbt in der Kälte.

Diese Erscheinung könnte darauf beruhen, daß das Anthocyanin sich in den Vakuolen der protoplasmaarmen Epidermiszellen befindet und dort, wie seine Rotfärbung anzeigt, in einer, die Isomerisation hindernden sauren Lösung enthalten ist, während andererseits das Anthocyanidin sich in den plasmareichen Mesophyllzellen und daher in einem im Großen und Ganzen schwach alkalisch reagierenden Medium befindet, das die Existenz der farblosen Pseudobase begünstigt.

C. Die Abhängigkeit des Anthocyanidingehalts der Blätter von äußeren Faktoren.

Durch zahlreiche Untersuchungen (u. a. Overton[2], Katić[3], v. Portheim[4] ist festgestellt, daß die Anthocyanbildung sehr

[1]) vgl. die Ausführungen S. 564.

[2]) Overton, Jahrb. f. wiss. Bot. 33, 1899. pag. 171.

[3]) Katić, Beitrag z. Kenntnis d. Bildung d. roten Farbstoffs usw. Diss. Halle 1905.

[4]) v. Portheim, Anz. k. Akad. d. Wiss. Wien. 15, 1914. pag. 327.

häufig von drei Faktoren beeinflußt werden kann, von Licht, Wärme, Zuckergehalt der Gewebe, und zwar derart, daß sich diese Faktoren in ihrer Gesamtwirkung summieren oder gegenseitig hemmen können. Belichtung, Abkühlung, Zuckerzufuhr können jedes für sich Anthocyanbildung hervorrufen oder steigern, während gleichzeitige Einwirkung von Licht und Wärme z. B. keinen Effekt hat.

Im folgenden wird gezeigt, daß auch die zuckerfreien Farbstoffkomponenten in Form der Pseudobase derartigen Einflüssen ausgesetzt sein können, speziell daß der Gehalt der Polygonum compactum-Blätter an Anthocyanidin im Mai und Juni in weitgehendem Maße vom Licht abhängig ist, ohne daß jedoch die Temperatur eine direkte Gegenwirkung ausüben würde.

Die Versuche wurden unter quantitativ gleichen Verhältnissen ausgeführt. Zur Untersuchung kamen je 8 g frische Blätter, die in 15 ccm 5proz. Schwefelsäure mit etwas H Cl-Zusatz mit Seesand verrieben wurden. Das mittelst Nutsche scharf abgesaugte Filtrat wurde zweimal mit je 5 ccm Amylalkohol ausgeschüttelt; die zweite Ausschüttelung, die nur noch geringe Farbstoffmengen lieferte, wurde jedoch nicht berücksichtigt. Die erste Ausschüttelung wurde nach mehrmaligem Waschen mit angesäuertem Wasser zusammen mit 5 proz. Schwefelsäure und einigen Tropfen 17 % HCl enthaltender Salzsäure im Wasserbad von 100° 5—10 Minuten erhitzt.

Die Versuche sind mit jungen roten und ausgewachsenen grünen Blättern im Mai und Juni angestellt worden und fielen bei beiden Entwicklungsstadien gleich aus, so daß im folgenden über den Zustand der Blätter keine Angaben gemacht werden.

I. Einwirkung von Lichtabschluß und Abkühlung.

1. Blätter 1½ Std. nach Sonnenaufgang gepflückt, nicht direkt besonnt, Nachttemperaturminimum an der Erdoberfläche 13,4°.:
Amylalkoholische Schicht gelblich, erhitzt: blaßrot.

2. Zweig 1½ Std. nach Sonnenaufgang abgeschnitten und im dunklen Eisschrank 8 Std. bei 7° gehalten:
Amylalkoholische Schicht gelblich, erhitzt: kaum sichtbar blaßrot.

3. Blätter desselben Zweiges nach 4 tägigem Aufenthalt im Dunkeln bei 7^0:

Amylalkoholische Schicht gelb, erhitzt: schwach blaßrot.

II. Einwirkung von Lichtabschluß und einer Temperatur von 19—20^0.

1. Zweig morgens abgeschnitten im Dunkelschrank 7 Std. bei 19—20^0 gehalten:

Amylalkoholische Schicht gelblich, erhitzt: intensiv gelb.

2. Zweig abends abgeschnitten, über Nacht im Dunkelschrank bei 19—20^0 gehalten, untersucht nach 12 Std.:

Amylalkoholische Schicht stark gelb, erhitzt: über intensiv gelbgrün nach Dunkelgelb.

3. Derselbe Versuch.

Amylalkoholische Schicht gelblich, erhitzt: kaum sichtbar blaßrot.

III. Einwirkung von Lichtabschluß und einer Temperatur von 37^0.

1. Zweig morgens abgeschnitten 8 Std. im Dunkeln bei 37^0 gehalten (die Blätter waren nach vorübergehendem Turgorverlust rasch wieder normal):

Amylalkoholische Schicht gelb, erhitzt: dunkel orangegelb.

2. Zweig morgens abgeschnitten, 10 Std. im Dunkeln bei 20^0 gehalten, hierauf weitere 10 Std. im Dunkeln bei 37^0 gehalten:

Amylalkoholische Schicht gelb, erhitzt: dunkel orangegelb.

IV. Einwirkung der Insolation im Freien bei einer Lufttemperatur von 15—22^0 im Schatten.

1. Blätter 4^h nachmittags gepflückt, direkte Insolation ca. 4 Std.:

Amylalkoholische Schicht gelb, erhitzt: ziemlich stark rot.

2. Blätter 8^h abends gepflückt, Insolation ebenfalls 4 Std.

Amylalkoholische Schicht gelb, erhitzt: ziemlich stark rot.

V. Einwirkung von Insolation und einer Temperatur von 25—30^0.

Zweig morgens abgeschnitten, in ein stark besonntes Warmhaus gebracht und 8 Std. der direkten Insolation ausgesetzt:

Amylalkoholische Schicht gelblich, erhitzt: intensiv rot.

VI. Vergleich zwischen der Einwirkung von direktem Sonnenlicht und schwachem diffusen Licht bei derselben Lufttemperatur von ca. 20°.

(Obwohl die Insolation in späten Stunden, von 4^h bis 8^h abends, vorgenommen wurde, ist natürlich eine Temperaturerhöhung in den besonnten Blättern eingetreten; trotzdem verlief der Versuch wie folgt:)

a) Zweig von 4^h—8^h abends besonnt, Lufttemperatur 20°: Amylalkoholische Schicht gelb, erhitzt: schön rot.

b) Zweig dieselbe Zeit im Halbdunkel bei derselben Temperatur:

Amylalkoholische Schicht gelb, erhitzt: blaßrot.

VII. Einwirkung der Insolation und einer Lufttemperatur von 15—20° nach 4 tägigem Aufenthalt im Dunkeln bei 7° (Zweige).

a) Blätter sofort nach Entnahme aus dem Eisschrank untersucht:
Amylalkoholische Schicht stark gelb, erhitzt: über intensiv gelb nach rotstichig gelb.

b) Blätter nach 1 stündiger Insolation und 3 stündiger Einwirkung diffusen Tageslichtes:
Amylalkoholische Schicht gelb (schwächer als a), erhitzt: hellrot.

c) Blätter nach 10 stündiger Einwirkung von Insolation und diffusem Tageslicht (beides ca. je 5 Std).

Amylalkoholische Schicht gelblich, erhitzt: intensiv rot.

Aus diesen Versuchen ergeben sich folgende Beziehungen:

1. Der Faktor Licht übt einen starken Einfluß auf den Anthocyanidingehalt der Blätter aus, während die Temperatur hierbei eine untergeordnete Rolle spielt. Im Licht wird bei hoher und bei niederer Temperatur eine beträchtliche Menge Anthocyanidin gebildet. Nach Aufenthalt im Dunkeln bei niederer Temperatur ist ein kleiner Betrag von Anthocyanidin vorhanden, während nach Aufenthalt im Dunkeln bei höherer Temperatur kein Anthocyanidin mehr nachgewiesen werden kann.

2. Das Resultat der Einwirkung der verschiedenen Versuchsbedingungen ist unabhängig von der Tageszeit, in der die Versuche vorgenommen werden; Blätter, die morgens ins Dunkle bei höherer Temperatur gebracht werden, liefern ebenso gelben Farbstoff, wie Blätter, die abends diesen Versuchsbedingungen ausgesetzt werden. Es spielen also periodische Stoffwechselvorgänge, die durch den Wechsel von Tag und Nacht bedingt wären, keine Rolle bei der Farbstoffbildung.

3. Die Reaktion auf die Einwirkung der Versuchsbedingungen ist schon nach wenigen Stunden nachweisbar. Dies steht im Gegensatz zu der Beeinflussung der Anthocyanbildung durch Temperatur und Licht, die sich im allgemeinen weit langsamer einzustellen pflegt. Auch die jungen roten Blätter von Polygonum compactum sind nach 4tägigem Aufenthalt im Dunkeln erst wenig entfärbt. Immerhin ist merkwürdig, daß gerade bei einer Polygonacee, bei Fagopyrum esculentum von Batalin[1] festgestellt wurde, daß an Keimlingen schon nach 10stündiger Beleuchtung Rotfärbung wahrzunehmen ist und daß schon 4stündige Beleuchtung genügt, um nachher im Dunkeln Rötung hervorzurufen, ein Vorgang, dem L. Linsbauer[2] den Charakter eines typischen Reizprozesses zuspricht.

Es erhebt sich noch die Frage, in welcher Beziehung der gelbe, sich in seiner Löslichkeit gegenüber Amylalkohol und verdünnter Säure wie Anthocyanidin verhaltende Farbstoff zu den geschilderten Vorgängen steht. Vor allem fällt auf, daß Anthocyanidin und dieser gelbe Farbstoff im allgemeinen vikariirend auftreten. Bei der Oxydierbarkeit der Anthocyane zu gelben Farbstoffen lag es nahe, in dem gelben Farbstoff eine Oxydationsstufe des Anthocyanidins zu vermuten. In der Tat gelingt es, den gelben Farbstoff direkt in der amylalkoholischen Lösung zu einem roten Farbstoff zu reduzieren, der sich in Farbcharakter, Haltbarkeit, Löslichkeit gegenüber den Systemen Amylalkohol — verdünnte Säure, — Wasser, — Na-Acetat, — Sodalösung, gegen $CaCO_3$ usw. wie der in den Lichtversuchen direkt erhaltene rote Farbstoff verhält.

[1]) Batalin, Acti horti Petropolitani **6**, 1879. (Ref. Just's bot. Jahresber. **7**. 1, 1883).

[2]) Linsbauer, L., Wiesner-Festschrift 1908. Wien. pag. 421.

Die Reduktion wurde folgendermaßen ausgeführt:

Eine gelbe, nicht erhitzte amylalkoholische Lösung wurde mit 5 ccm Schwefelsäure (5 %) und 1 ccm Salzsäure (17 % HCl) versetzt, dann wurde eine Messerspitze Zinkstaub zugesetzt, das Reagenzglas in Eiswasser gestellt und ein Stück Magnesiumband so weit eingetaucht, daß die Reaktion nicht zu stürmisch verlief und die Temperatur nicht über 20° stieg. Nach wenigen Minuten wurde die amylalkoholische Lösung farblos oder hellrot und sofort mittelst Filtrierens durch einen kleinen Wattebausch der weiteren Reduktion durch Abscheiden der Metallteilchen entzogen. Nach Entfernen der mit durch das Filter passierten wäßrigen Schicht und nach Auswaschen wurde die amylalkoholische Lösung in Gegenwart von etwas Salzsäure im Wasserbad bei 100° erhitzt, nach ca. 3—5 Minuten war die amylalkoholische Lösung schön rot gefärbt.

Auch hier ist der Zusatz von HCl bei der Isomerisation durch Erwärmen wesentlich, um eine Zersetzung des Farbstoffs zu vermeiden. Wichtig ist vor allem, die Reduktion in der Kälte vorzunehmen und zur richtigen Zeit zu unterbrechen, da das gebildete Anthocyanidin bei zu starker oder zu langer Reduktionswirkung in eine farblose Verbindung übergeht.

Wenn natürlich auch hier erst die Reindarstellung des gewonnenen Farbstoffs eine vollkommene Sicherheit über seine Konstitution geben kann, so ist doch nochmals zu betonen, daß zwischen dem durch Reduktion erhaltenen, dem durch Erhitzen ohne Reduktion und dem aus dem Polygonum-Anthocyanin durch Hydrolyse erhaltenen Farbstoff mit den zugänglichen Mitteln kein Unterschied aufzufinden war.

Vor allem ist der durch Reduktion erhaltene Farbstoff, natürlich in seiner zum Farbsalz isomerisierten Form untersucht, absolut beständig in saurer Lösung, auch bei längerem Erhitzen. Es ist dies wichtig, da mehrere durch Reduktion erhaltene, anthocyanartige Stoffe früher beschrieben worden sind, denen Willstätter die Anthocyannatur auf Grund ihrer Unbeständigkeit abspricht. Außerdem mußte noch ein von Willstätter bei der Reduktion des Quercetins zu Cyanidin erhobener Befund in Erwägung gezogen werden: Diese bei höchstens 0° ausgeführte

Reduktion lieferte einen blauroten Farbstoff, der sich vom Cyanidin dadurch unterscheidet, daß er schon in ½ %iger Salzsäure in der Kälte sich rasch, in Wasser sofort entfärbt. Willstätter nimmt an, daß bei der Bildung dieses Stoffes, den er »Allocyanidin« nennt, der Pyronring des Quercetins gesprengt wird. Wurde die Reduktion bei 35° vorgenommen, so entstand neben Allocyanidin, das auch hier das Hauptprodukt bildete, Cyanidin.

Da nun die Reduktion der Farbstoffvorstufe bei Polygonum nur in niederer Temperatur, allerdings nicht erst bei 0°, maximale Ausbeute gab, mußte geprüft werden, ob sich der erhaltene Farbstoff etwa wie Allocyanidin verhielt. Wurde jedoch eine rote amylalkoholische Lösung mit destilliertem Wasser bis zur neutralen Reaktion ausgewaschen, so war sie nicht im geringsten abgeblaßt und erwies sich über ½ %iger Salzsäure aufbewahrt haltbar. Es lag also für die Anwesenheit vom Allocyanidin oder einem diesem verwandten Stoff kein Anhaltspunkt vor.

Merkwürdig ist dagegen, daß Willstätter sowohl das Cyanidin als auch das Allocyanidin aus Quercetin sofort in Form der Farbsalze erhielt, während die Reduktion der betreffenden Vorstufe des Polygonum-Anthocyanidins zunächst die Pseudobase liefert. Es lag nahe, diese Tatsache aus der Verschiedenheit der von Willstätter und der in vorliegender Arbeit angewandten Reduktionsmethode zu erklären; Willstätter ließ auf Quercetin in salzsauer-alkoholischer Lösung Na-Amalgam oder Magnesium in Gegenwart von Quecksilber einwirken. Es wurde daher eine Reduktion von Quercetin unter denselben Bedingungen vorgenommen, wie sie sich bei der Untersuchung von Pflanzenextrakten nötig erwiesen: eine kleine Menge Quercetin (Merck) wurde in mit 17%iger Salzsäure versetztem Amylalkohol heiß gelöst; der gelben Lösung wurde nach dem Erkalten weitere Salzsäure, ferner Zink und Magnesium in kleinen Portionen zugesetzt und die Reduktion teils in Zimmertemperatur, teils in Eiswasser vorgenommen; im ersten Fall stieg die Temperatur der Lösung nicht über 60°, im zweiten Fall nicht über 20°. Die Reduktion bei höherer Temperatur ergab nach ca. 5 Minuten eine blaßrote Lösung, die nach Abfiltrieren bei 100° gehalten rasch sich zu schönem Rot verstärkte; quercetinreichere

[1]) Willstätter und Mallison. Sitzgsber. pr. Ak. d. Wiss. Berlin 1914. pag. 769.

Lösungen gaben schon bei der Reduktion stärkere Rotfärbung, jedoch nahm auch hier beim nachherigen Erhitzen auf 100° die Farbstoffmenge noch zu. Die bei niederer Temperatur ausgeführte Reduktion ergab dagegen eine gelbgrüne Lösung, die nach Filtrieren auf 100° erhitzt nur schwach rotstichig wurde.

Der bei höherer Temperatur erhaltene Farbstoff war nicht Allocyanidin, sondern Cyanidin (geprüft wie oben).

Hieraus folgt, daß Quercetin, wenn es bei ca. 60° in salzsauer-amylalkoholischer, verdünnter Lösung mit Zn und Mg reduziert wird, das Cyanidin zum größten Teil als Pseudobase liefert und sich in diesem Punkt genau wie die Oxydationsstufe des Anthocyanidins in den Polygonum-Blattextrakten verhält. Hieraus darf natürlich noch nicht ein Schluß auf die Identität dieser Oxydationsstufe mit Quercetin geschlossen werden.

Wenn die bei dieser Art der Reduktion günstige Temperatur höher ist als bei der von Willstätter angewandten Reduktionsmethode, so mag dies mit einem reduktionshemmenden Einfluß des Amylalkohols als Lösungsmittel zusammenhängen, analog wie Äther, Benzol usw. als Lösungsmittel die oxydierende Wirkung von $KMnO_4$ abschwächen.

Der Reduktionsversuch mit Quercetin ist noch insofern von Bedeutung, als er die Berechtigung darlegt, die mit den amylalkoholischen Auszügen aus Polygonumextrakten erhaltenen Farbreaktionen als Mischreaktionen zu betrachten, bei denen Flavone beteiligt sind. Die amylalkoholische Lösung enthält nach der Reduktion natürlich noch unangegriffenes Quercetin; die Farbe schlägt beim Auswaschen mit Na-Acetat in tiefes Violettrot um; der Farbstoff geht quantitativ in Sodalösung mit schön grüner Farbe, d. h. einer Mischfarbe aus dem Gelb des Quercetins und dem Blau des Cyanidins in alkalischer Lösung; analog ist das Verhalten der neutralen mit Alkohol versetzten amylalkoholischen Lösung gegen $FeCl_3$: ein Tropfen verdünnter $FeCl_3$-Lösung gibt olivgrüne Färbung.

Im ganzen darf also wohl mit Sicherheit angenommen werden, daß der rote Farbstoff, der durch künstliche Reduktion aus dem gelben Farbstoff der im Dunkeln gehaltenen Polygonum-Blätter erhalten wird, identisch

ist mit dem roten Farbstoff, der aus belichteten Blättern ohne Reduktion erhalten wurde, d. h. er stellt ein Anthocyanidin dar.

Daher war es von Wert, festzustellen, in welchem quantitativen Verhältnis das durch künstliche Reduktion darstellbare Anthocyanidin zu dem genuin vorhandenen Anthocyanidin bei den einzelnen Versuchen stand. Es ergab sich dabei durchweg, daß umsomehr Anthocyanidin durch Reduktion in vitro erhalten werden konnte, je weniger roter Farbstoff sich in derselben Versuchsportion als Pseudobase vorfand und umgekehrt.

Als Beispiel sei der Versuch VII (S. 572) angeführt: Die direkt nach der Entnahme aus dem dunklen Eisschrank untersuchten Blätter hatten so gut wie kein Anthocyanidin, dagegen eine bedeutende Menge seiner Oxydationsstufe, da die amylalkoholische Schicht erst nach der Reduktion beim Erhitzen intensiv rot wurde. Die Blätter, die nach dem Aufenthalt im Eisschrank 4 Stunden belichtet worden waren, hatten ziemlich viel Anthocyanidin, dagegen viel weniger von der Oxydationsstufe als die erste Portion. Die 10 Stunden belichteten Blätter hatten noch mehr Anthocyanidin, dagegen noch weniger von der Oxydationsstufe als die zweite Portion.

Die Beurteilung der durch Reduktion erhaltenen Anthocyanidinmenge stößt allerdings unter Umständen auf gewisse Schwierigkeiten, da sich ja in derselben amylalkoholischen Schicht gleichzeitig genuines Anthocyanidin befinden kann. Nun wird, wie schon erwähnt, das Anthocyanidin von naszierendem Wasserstoff zu einer farblosen Stufe reduziert, die nicht ohne weiteres, jedenfalls nicht durch Erhitzen, wieder zum Farbstoff oxydiert wird; jedoch ist zur vollständigen Reduktion des Anthocyanidins zu einer farblosen Verbindung unter den angewandten Versuchsverhältnissen längere Zeit erforderlich als zur Erzielung einer maximalen Ausbeute an Anthocyanidin aus der Oxydationsvorstufe günstig ist. Die Folge ist die, daß unter Umständen die nach Reduktion auf Erhitzen hin erhaltene rote Lösung teils aus genuinem, der Reduktion entgangenem, teils aus künstlich aus der Oxydationsstufe entstandenen Anthocyanidin besteht. In den meisten Fällen bieten jedoch, wie die

Tabelle (s. u.) zeigt, diese Verhältnisse der Beurteilung keine Schwierigkeiten, führen jedoch zur Folgerung, daß in Fällen, wie in Vers. VII.c, bei denen sehr viel genuines Anthocyanidin vorhanden ist, die geringe nach Reduktion erhaltene Farbstoffmenge nicht auf das Vorhandensein einer Oxydationsstufe hinweist, sondern einen unreduziert gebliebenen Rest genuinen Anthocyanidins darstellt; mit anderen Worten: es ist hier wahrscheinlich in den lebenden Blättern eine quantitativ vollständige Reduktion der vorhandenen Oxydationsstufe zur Farbstoffpseudobase vor sich gegangen.

In folgender Tabelle sind die wichtigeren Versuche zusammengefaßt.

No.	Versuchsdauer	Lichtverhältnisse	Temperatur	Farbe des amylalkoh. Auszugs		
				A nicht erhitzt	B_1 erhitzt	B_2 reduziert, dann erhitzt
I,2	8 Std.	Du	7°	gelblich	schwach blaßrot	stark rot
II,1	7 Std.	Du	19—20°	gelb	stark gelb	stark rot
II,2	12 Std.	Du	19—20°	stark gelb	dunkelgelb	stark rot
III,1	8 Std.	Du	37°	gelb	orangegelb	stark rot
IV	16 Std.	Sonne + diff. Li.	15—22°	gelb	rot	blaßrot
V	8 Std.	Sonne	25—30°	gelblich	stark rot	blaßrot
VI a	4 Std.	Sonne	ca. 20°	gelb	rot	hellrot
VI b	4 Std.	halbdunkel	ca. 20°	gelb	blaßrot	hellrot
VII a	4 Tage bei 7° im Du	sofort untersucht		stark gelb	orangegelb	stark rot
VII b	4 Tage bei 7° im Du	+ 4 Std. Licht		gelb	hellrot	hellrot
VII c	4 Tage bei 7° im Du	+ 10 Std. Licht		gelblich	stark rot	blaßrot

Zusammengefaßt ergibt sich, daß die Einwirkung von Licht und Temperatur auf den Anthocyanidingehalt der Polygonumblätter auf folgende Momente zurückgeführt werden kann:

In den Blättern ist eine größere Menge einer Oxydationsstufe des Anthocyanidins vorhanden, die auf photochemischem Wege und daher in weitgehender Unabhängigkeit von der Temperatur vital zu Anthocyanidin reduziert wird. Das Anthocyanidin wird im Dunkeln wieder zur gelben Oxydationsstufe oxydiert und zwar naturgemäß in Abhängigkeit von der Tem-

peratur (cf. Tabelle u. a. Nr. I, 2 und II 1). Es wird sich daher bei Tage ein je nach Tageszeit, Licht- und Temperaturverhältnissen verschiedener Gleichgewichtszustand zwischen den beiden Stufen einstellen.

Weitere Untersuchungen müßten zeigen, ob hier ein Sauerstoffüberträger nach Art der Atmungschromogenen Palladins vorliegt, mit dem Unterschied, daß hier die reduzierte Stufe einen (zur farblosen Pseudobase isomerisierten) Farbstoff darstellt.

Ferner müssen Versuche mit dem glukosidischen Anthocyanfarbstoff zeigen, ob diese Resultate sich auf die Abhängigkeit der Anthocyaninbildung von Licht und Temperatur übertragen lassen. Es wäre denkbar, daß die konträre Wirkung von Belichtung und Erwärmung bei der Rötung der Pflanzen in der freien Natur sich in ähnlicher Weise in zwei chemische Prozesse auflösen ließe: photochemische, von der Temperatur unabhängige Reduktion eines Chromogens zum Farbstoff und durch Temperaturerhöhung beschleunigte Oxydation des Farbstoffs zu einer gelben Verbindung, wobei natürlich auch das reizphysiologische Moment zu berücksichtigen ist (vgl. S. 573). Ein Zusammenhang mit den hier mitgeteilten Resultaten ist andererseits ohne weiteres gegeben, wenn angenommen wird, daß auch beim Anthocyanin-Entstehen und -Vergehen sich an zuckerfreiem Chromogen, bzw. Farbstoff, die Reduktions- und Oxydationsprozesse abspielen, derart, daß die Bindung an Zucker erst nach stattgefundener Reduktion, die Oxydation unmittelbar nach Zuckerabspaltung erfolgt. Diese Hypothese soll zu gelegenerer Zeit unter Zuhilfenahme quantitativer Zuckeranalysen geprüft werden, zumal sich hierfür in Versuchen an abgetöteten Blättern (cf. Abschnitt E) wichtige Anhaltspunkte ergeben.

D. Über das Vorkommen weiterer Chromogene in den Polygonumblättern.

In den roten, wie in den grünen Blättern von Polygonum compactum sind außer dem Anthocyanidin-Chromogen im Mai und Juni noch weitere Chromogene vorhanden, deren Abhängigkeit von irgendwelchen Faktoren zwar nicht untersucht wurde,

deren Vorhandensein aber für die Erklärung einiger der im nächsten Abschnitt zu besprechenden Erscheinungen von Belang ist.

Der saure, filtrierte, farblose Extrakt aus den grünen Blättern wurde mehrmals mit Amylalkohol ausgeschüttelt, bis die farblose amylalkoholische Schicht an Sodalösung keinen gelben Farbstoff mehr abgab; hierauf wurde die wäßrige Schicht durch Filtrieren mit angefeuchtetem Filter von suspendierten Amylalkoholresten befreit und nach Zusatz von ca. 15 proz. Schwefelsäure und etwas Salzsäure im siedenden Wasserbad erhitzt. Nach 5, längstens 10 Min. war die Flüssigkeit hellbraun mit Stich ins Rote gefärbt und gab an Amylalkohol den Farbstoff quantitativ ab.

Der Amylalkohol nahm eine intensiv braunrote Färbung an, die bei den einzelnen Versuchen mehr oder weniger ins Reinrote spielte. Infolge dieser Variation und weil die amylalkoholische Lösung an Na-acetatlösung z. Tl. rein braunen Farbstoff abgab, wurde vermutet, daß hier zwei verschiedene Farbstoffe vorliegen, von denen der eine, ein roter, dem Anthocyanidin nahe steht. Braunfärbung ist nun bei Pflanzenextrakten meist das Resultat einer Oxydation, während andererseits das Anthocyanidin sich auch bei Luftabschluß aus der farblosen Pseudobase in den Farbstoff umwandelt, wobei, wie früher erwähnt, bei Polygonum die Gegenwart von HCl Bedingung ist. Unter Berücksichtigung dieser Momente wurde versucht, das Vorhandensein von zwei verschiedenen Farbstoffen nachzuweisen.

Der mit Amylalkohol ausgewaschene Extrakt wurde in schwefelsaurer Lösung (ohne HCl) mit luftfreiem Paraffinöl in hoher Schicht überschichtet und 10 Minuten bei 100° gehalten: Die Lösung blieb farblos. Damit ist erwiesen, daß die Bräunung beim Erhitzen ein Oxydationsvorgang ist.

Eine zweite Portion desselben Extraktes wurde unter Paraffinöl unter Zusatz von einigen Tropfen Salzsäure erhitzt. Nach 5 Min. trat eine rein hellrote Färbung auf. Der Farbstoff ging quantitativ in Amylalkohol und erteilte diesem (infolge der höheren Konzentration in der wenige ccm betragenden Amylalkoholmenge) ziemlich intensiv rein rote haltbare Fär-

bung. Damit ist erwiesen, daß die Entstehung des roten Farbstoffs keinen Oxydationsprozeß darstellt.

Eine dritte Portion, an der Luft in Schwefelsäure (ohne HCl) erhitzt, gab nach 5 Min. reine Braunfärbung, während eine vierte Portion an der Luft mit Salzsäure erhitzt, sich rotstichigbraun verfärbte; entsprechend war die Färbung der amylalkoholischen Auszüge der beiden letzten Portionen.

Aus diesen Versuchen lassen sich folgende Schlüsse ziehen: In den grünen Blättern von Polygonum sind außer dem schon beschriebenen Chromogen zwei weitere Chromogene vorhanden, die beide dem Anthocyanin insofern nahe stehen, als sie erst nach Erhitzen in saurer Lösung an Amylalkohol quantitativ Farbstoff abgeben. Vorbehaltlich einer exakten chemischen Untersuchung wären sie also als Glukoside anzusprechen, die durch heiße Säure hydrolysiert werden können. Das eine Chromogen wird durch Oxydation in einen braunen Farbstoff übergeführt, während das andere durch Isomerisation in eine rote Farbstoffmodifikation umgewandelt wird. Dieser rote Farbstoff weicht von den Anthocyaninen insofern ab, als zu seiner Entstehung aus der Pseudobase Erhitzen erforderlich ist. Es ist nun interessant, daß Willstätter und Nolan[1] bei der Reindarstellung des Rosenanthocyans auf ein glukosidisches Chromogen von ähnlichen Eigenschaften gestoßen sind. Die Verfasser fanden, daß ein methylalkoholisch-salzsaurer Auszug aus getrockneten roten Rosenblüten beim Stehen nach 2 Tagen seine Farbintensität verdoppelt hatte. Sie berichten weiter (l. c. pag, 4 f.): »Die beschriebene Erscheinung beruht nicht auf dem Vorkommen des farblosen Isomeren, der Pseudobase des Cyanins[2], denn diese wird, wie besondere Versuche gezeigt haben, in chlorwasserstoffhaltiger methylalkoholischer Lösung mit großer Geschwindigkeit in Farbsalz verwandelt. Es handelt sich auch nicht um Oxydation einer Leukoverbindung, die Vertiefung der Farbe erfolgt nicht schneller beim Einleiten von Luft als in Stickstoffatmosphäre. Daher scheint die Annahme nicht unmöglich, daß neben dem Cyanin ein noch unbekanntes Anthocyan vorkomme, dessen farblose isomere Form

[1]) Willstätter und Nolan. Liebigs Annalen. 408, 1914. p. 1.

[2]) Um solches handelt es sich beim Rosenanthocyan.

unter diesen Bedingungen langsamer in Farbsalz verwandelt würde".

Auf ähnliche Weise konnten die beiden Chromogene nun auch in den roten Polygonumblättern nachgewiesen werden. Die etwas verdünnten, anthocyanhaltigen roten Extrakte nahmen beim Erhitzen mit Salzsäure eine oft beträchtlich tiefere Färbung mit Stich ins Braune an; nach Überführung der hydrolysierten Farbstoffe in Amylalkohol gab dieser nach Auswaschen an Na-Acetatlösung eine kleine Menge braunen Farbstoffs ab.

Der Gehalt der Blätter an diesen Stoffen ist ebenfalls Schwankungen unterworfen, ohne daß dieser Erscheinung bis jetzt weiter nachgegangen worden wäre. Es ist nur zu bemerken, daß der Gehalt der Blätter an amylalkoholunlöslichem Chromogen nicht parallel läuft mit dem Gehalt an der als Anthocyanidinpseudobase angesprochenen Substanz; die Extrakte konnten durch 3—4maliges Ausschütteln mit Amylalkohol vollkommen von der Anthocyanidinpseudobase befreit werden, derart, daß die letzte Amylalkoholausschüttelung nur noch Spuren roten Farbstoffs oder gar keinen beim Erhitzen ergab, und wurden beim Erhitzen doch intensiv rot und zwar auch in Fällen, in denen die amylalkoholischen Auszüge im Ganzen nur wenig roten Farbstoff beim Erhitzen lieferten.

Den vorhandenen braunen Farbstoff auf dem Wege der Reduktion in roten überzuführen, ist nicht gelungen.

Wie bemerkt, wurden die bis jetzt in diesem und die im vorhergehenden Abschnitt beschriebenen Resultate mit Blättern im Mai und Juni erhalten. Ganz anders waren die Erscheinungen, die sich im Monat August und September desselben Jahres an derselben Pflanze darboten.

Die inzwischen derb lederig gewordenen Blätter lieferten ziemlich stark gelb gefärbte saure Extrakte, die an Amylalkohol ein Chromogen abgaben, das auf Erhitzen in Gegenwart von Salzsäure intensiv violettrot, seltener rot wurde. Zum Unterschied von dem amylalkohollöslichen Chromogen der Frühjahrsblätter, das den Extrakten durch 3—4 Ausschüttelungen vollständig entzogen werden konnte, ließ sich dieses

Chromogen erst durch ca. 10maliges Ausschütteln entfernen, ohne daß jedoch der Chromogengehalt der letzten Ausschüttelungen besonders hoch gewesen wäre, ferner wurde dieses Chromogen durch Erhitzen mit Schwefelsäure nicht zerstört wie das Frühjahrschromogen, sondern lieferte nach Erhitzen mit Schwefelsäure — wobei eine Vertiefung der gelben Farbe der Lösung eintrat — und darauffolgendem Erhitzen mit Salzsäure so viel roten Farbstoff wie ohne vorheriges Erhitzen in Schwefelsäure; außerdem ist dieser rote Farbstoff gegen Reduktion beständiger als der Farbstoff des Frühjahrs.

Der mit Amylalkohol ausgewaschene Extrakt verfärbte sich beim Erhitzen mit Salzsäure regelmäßig nur zu leichtem Hellbraun; das amylalkoholunlösliche Chromogen der Frühjahrsblätter ist also im August nicht mehr vorhanden. Infolge dessen konnte das Verhalten des amylalkohollöslichen Chromogens hier auch in saurer-wäßriger Lösung untersucht werden; der nicht mit Amylalkohol vorbehandelte saure Extrakt färbte sich beim Erhitzen mit Salzsäure intensiv rot, nach ca. 5 Min. trat eine starke Trübung auf, beim Abkühlen schlug sich der Farbstoff fast quantitativ in roten Flocken ab, die in Amylalkohol und Äthylalkohol sich leicht mit dunkelroter Farbe lösten. Die amylalkoholische Lösung wurde beim Schütteln mit Na-Acetatlösung schön violettrot; die äthylalkoholische Lösung wurde auf Sodazusatz blauviolett und mit Säure wieder rot; Eisenchlorid ergab in der neutralen äthylalkoholischen Lösung schwarzviolette Färbung und Fällung.

Vor allem ist bemerkenswert, daß das Auftreten dieses Chromogens in keiner Abhängigkeit von Licht und Temperatur steht. Blätter, die bis zu 2 Tagen bei 37° im Dunkeln gehalten worden waren, hatten so viel Chromogen wie frische, belichtete Blätter.

Aufgabe einer weiteren Untersuchung wäre es, die physiologischen Zusammenhänge zwischen den Chromogenen des Frühjahrs und dem des Sommers aufzuhellen. Über die Ähnlichkeit des Sommerchromogens mit anderen, in der Literatur schon beschriebenen Chromogenen wird im letzten Teil der Arbeit noch zu sprechen sein.

Bis jetzt wurde von Polygonaceen nur Polygonum compactum eingehender untersucht. Orientierende Versuche, die mit anderen

Polygonaceen angestellt wurden, zeigten, daß das Vorkommen von Chromogenen, die den beschriebenen analog sind, in der Familie verbreitet ist. Da diese Versuche erst im Sommer angestellt wurden und wie bei Polygonum compactum in dieser Zeit keine Beziehung der Chromogene zu äußeren Faktoren festgestellt werden konnte, ist noch nicht entschieden, ob ein von Licht und Temperatur abhängiges Frühjahrschromogen auch bei anderen Polygonaceen auftritt. In größerer Menge wurde z. B. bei Fagopyrum tartaricum Gaertn. amylalkohollösliches Chromogen nachgewiesen, in geringerer bei Polygonum virginianum L. und Rumex confertus L.; kein Chromogen fand sich bei Rumex scutatus L.

Auch die Oxydationsstufe des Farbstoffs konnte in manchen Fällen nachgewiesen werden, so bei Polygonum virginianum L. und Rumex scutatus L.

Zu untersuchen ist noch, ob diese Oxydationsstufe Beziehungen zu den bisher in Polygonaceen nachgewiesenen Flavonderivaten zum Rutin und der zugehörigen zuckerfreien Substanz dem Quercetin besitzt bzw. vielleicht mit Quercetin identisch ist.

E. Fermentative Hydrolyse des Polygonumanthocyanins.

Welche chemischen Prozesse spielen sich im Frühjahr beim Verschwinden des Anthocyans in den Blättern ab? Eine Isomerisation zur farblosen Pseudobase allein kommt, wie S. 569 gezeigt wurde, nicht in Betracht; eine Auswanderung unveränderten Anthocyanins aus den Blättern ist nicht wahrscheinlich. Dagegen liegt bei der Glukosidnatur des Anthocyanins die Annahme einer Spaltung in Anthocyanidin und Zucker nahe.

Da im Abschnitt C gezeigt wurde, daß sowohl rote als grüne Blätter einen je nach den äußeren Bedingungen schwankenden Gehalt an Anthocyanidin aufweisen, war es nicht möglich, durch Untersuchung an lebenden Blättern die Menge des vorhandenen Anthocyanidins in Beziehung mit der Abnahme des Anthocyaningehalts zu bringen, wenn auch hervorgehoben sei, daß der Gehalt an Anthocyanidin bei sich entrötenden Blättern ceteris paribus stärker zu sein scheint als bei den übrigen Blättern. Es wurde daher versucht, bei postmortalen Vorgängen eine Hydrolyse des Anthocyanins zu fassen.

Dies gelang mittelst Autolyse in sauerstoffreier Atmosphäre.

Die Versuche wurden unter gleichen quantitativen Verhältnissen vorgenommen. Die Blätter wurden mit etwas Seesand und so viel Leitungswasser zerrieben, daß ein eben noch flüssiger Brei entstand; diesem wurde eine kleine Menge $CaCO_3$ zur Verhütung einer Ansäuerung, und Thymol oder Toluol als Antiseptikum zugesetzt. Der Brei wurde dann in Portionen von 9 ccm in enge Röhrchen abgefüllt und diese verschieden lange Zeit in gut schließenden Exsikkatoren über Pyrogallat bei Zimmertemperatur gehalten. Nach der Entnahme aus dem Exsikkator wurden die einzelnen Portionen sofort mit 5%iger Schwefelsäure und etwas Salzsäure in gleichen Mengen versetzt, scharf abgesaugt und das Filtrat mit 5 ccm Amylalkohol ausgeschüttelt. Die amylalkoholische Schicht wurde vor der weiteren Untersuchung mit angesäuertem Wasser ausgewaschen.

Es sei nochmals daran erinnert, daß sich die Anthocyanine in verdünnter neutraler Lösung rasch schon in der Kälte zur farblosen Pseudobase umlagern und auf Säurezusatz auch in der Kälte ebenso rasch wieder rot werden, während bei den Anthocyanidinen beide Prozesse langsamer verlaufen.

I. Autolyse roter Blätter-Reibgemische, Versuchsdauer 2 Tage.

1. Hauptversuch: Die vor Beginn des Versuchs rote Färbung ist verschwunden und hat der chlorophyllgrünen Färbung Platz gemacht. Auf Säurezusatz wurde das Autolysat sofort blaßrot. Filtrat mit Amylalkohol ausgeschüttelt: Der Farbstoff geht zum größten Teil in den Amylalkohol und läßt sich nicht mehr daraus mit angesäuertem Wasser entfernen; die Farbe vertieft sich zu dunkelrot beim Erhitzen des Amylalkohols über HCl. Die Farbe der zweimal mit Amylalkohol behandelten wäßrigen Schicht ist nur schwach blaßrot. Die Reaktion der amylalkoholischen Lösung gegen Sodalösung, $CaCO_3$, und (nach Neutralisation) gegen $FeCl_3$ ist dieselbe, die früher für das künstlich abgespaltene Anthocyanidin angegeben wurde.

2. Kontrollversuch: Das Reibgemisch wurde vor Einbringen in den Exsikkator 3 Minuten in siedendes Wasser gestellt.

Farbe des Autolysats ebenfalls grün, jedoch auf Ansäuern sofort stark rot. Filtrat mit Amylalkohol ausgeschüttelt: amylalkoholische Schicht gelblich, erhitzt über Salzsäure: keine Spur von Rötung, nur Vertiefung des gelben Farbtons. Die wäßrige, zweimal mit Amylalkohol ausgewaschene Schicht ist so stark rot wie eine vor Beginn der Versuche angesetzte Kontrollportion des frischen Reibgemisches.

Das im Versuch 2 vorhandene ungespaltene Anthocyanin wurde in der Siedehitze mit Säure hydrolysiert und das quantitativ abgespaltene Anthocyanidin in 5 ccm Amylalkohol aufgenommen. Der kolorimetrische Vergleich dieser Anthocyanidinmenge mit der in Versuch 1 auf autolytischem Wege erhaltenen ergab auch bei Verdünnung der Lösungen mit frischem Amylalkohol ziemliche Übereinstimmung. Die amylalkoholische Lösung des künstlichen Hydrolysats war etwas stärker gefärbt; dies rührt offenbar von der Anwesenheit der im vorigen Abschnitt beschriebenen Chromogene her, die sich beim Erhitzen der wäßrigen Lösung zum Teil in ihre Farbstoffstufe umgewandelt haben. Daß jedoch nicht diese Chromogene es sind, die in dem autolytischen Prozeß des Hauptversuchs die Färbung des Amylalkohols bedingen, geht u. a. daraus hervor, daß sie in der mit Amylalkohol gewaschenen wäßrigen Schicht nachgewiesen werden können.

Das Resultat dieser Versuchsreihe ist somit: In den roten Blättern ist ein thermolabiles Agens vorhanden, das Anthocyanin zu hydrolysieren vermag und wohl als hydrolytisches, bzw. glukolytisches Enzym anzusprechen ist.

II. Autolyse roter Blätter-Reibgemische, Versuchsdauer 3 Tage.

1. Hauptversuch: Farbe des Reibgemisches nach Autolyse grün wie bei I, jedoch auf Säurezusatz keine Änderung; erst das Filtrat zeigte blaßrote Farbe. Filtrat mit Amylalkohol ausgeschüttelt: Amylalkohol kaum sichtbar blaßrot; erhitzt über HCl: nach 5 Minuten intensiv rot. Die wäßrige Schicht blieb nach Waschen mit Amylalkohol ganz schwach blaßrot.

2. Kontrollversuch: Das Reibgemisch wurde vor Einbringen in den Exsikkator nicht mit $CaCO_3$, sondern mit 1%iger Schwefelsäure versetzt, derart, daß der Schwefelsäuregehalt des Gemisches unter der Annahme, daß eine homogene Lösung vorgelegen hätte, 0,2 % betrug. Die Farbe des Gemisches war nach Abbrechen des Versuchs so rot wie am Anfang; Filtrat schön rot, mit Amylalkohol ausgeschüttelt: Amylalkohol ganz schwach rosa, erhitzt über HCl: blaßrot. Die wäßrige Schicht blieb nach Waschen mit Amylalkohol unverändert schön rot.

Das vollständig unverändert gebliebene Anthocyanin des Versuchs 2 wurde hydrolysiert und in 5 ccm Amylalkohol aufgenommen. Der kolorimetrische Vergleich dieser Anthocyanidinmenge mit der auf autolytischem Wege erhaltenen fiel genau so aus wie bei I, und zwar gaben 3 verschiedene Versuchsportionen dasselbe Resultat.

Der Hauptversuch der II. Reihe unterscheidet sich von dem der I. Reihe dadurch, daß der größte Teil des abgespaltenen Anthocyanidins der Isomerisierung zur Pseudobase anheimgefallen ist. Daß der Anteil an Pseudobase nur zum geringsten Teil schon in den lebenden Blättern vorhanden war, zeigt der Kontrollversuch mit Säurezusatz, dessen amylalkoholische Lösung einen nur geringen Gehalt an Anthocyanidin besaß, so daß die quantitative Beurteilung der autolytischen Spaltung dadurch unbeeinflußt blieb. Infolgedessen konnte hier die Abhängigkeit der Farbstoffregeneration autolytisch abgespaltenen und zur Pseudobase umgewandelten Anthocyanidins von der Gegenwart von HCl geprüft werden. Es ergab sich, daß Erhitzen mit Schwefelsäure keine Rotfärbung, sondern Vertiefung des gelben Farbtons hervorruft, so daß sich der Farbstoff auch in diesem Punkte wie das in den lebenden Blättern schon vorhandene Anthocyanidin verhält.

Die stärkere Isomerisierung in der II. Reihe gegenüber der I. ist wohl durch den um einen Tag verlängerten Aufenthalt des Farbstoffs in neutraler Lösung bedingt. Jedoch scheinen hier auch noch andere Verhältnisse mitzuwirken, da in andern hier nicht angeführten Versuchen die Stärke der Isomerisierung auch bei gleich langen Versuchszeiten ziemlich verschieden war.

Die Tatsache, daß die Hydrolyse des Anthocyanins durch ganz verdünnte Säure gehemmt wird, ist ein weiterer Beweis für die Tätigkeit eines glukolytischen Enzyms.

III. Autolyse von Reibgemischen aus Blättern im Stadium der Entrötung. Versuchsdauer 2 Tage.

Die Versuche ergaben dasselbe Resultat, nur war der Anthocyanidingehalt des Filtrats entsprechend dem kleineren Anthocyaningehalt der frischen Blätter geringer; Anthocyanin war überhaupt nicht mehr vorhanden.

IV. Autolyse von Reibgemischen grüner Blätter. Versuchsdauer 3 Tage.

Aus Gründen, die aus den später zu beschreibenden Versuchen mit Paeonia ersichtlich werden, war mit der Möglichkeit zu rechnen, daß ein Teil, oder sogar der ganze bei der Autolyse entstehende Anthocyanidingehalt nicht vom Anthocyan herrührt, sondern aus einer unbekanntnn Vorstufe durch Reduktion entsteht und daß das Verschwinden des Anthocyanins auf anderweitiger Zerstörung eventl. ebenfalls durch Reduktion beruht. Deshalb wurden Autolyseversuche unter denselben Bedingungen mit ganz jungen, rein grünen und mit ausgewachsenen grünen Blättern angestellt. Es kam hier jedoch nie zu einem Auftreten von Anthocyanidin in stärkeren Mengen, als es dem Anthocyanidingehalt der lebenden, zuvor daraufhin untersuchten Blätter entsprochen hätte.

V. Das Vorhandensein des Enzyms in ausgewachsenen, rein grünen Blättern.

Um festzustellen, ob das Enzym nur einen Bestandteil der anthocyaninhaltigen Blätter bildet oder auch in rein grünen Blättern vorhanden ist, wurde folgender Versuch unternommen.

15 g junge, stark rote Polygonumblätter wurden mit wenig Leitungswasser unter $CaCO_3$ und Thymolzusatz zu einem Brei zerrieben und in drei gleiche Portionen geteilt, die folgendermaßen weiterbehandelt wurden;

I. Rotes Reibgemisch zwei Minuten in Wasser von 100^0 gehalten, nach Abkühlen mit der gleichen Menge Reibgemisch aus grünen ausgewachsenen Blättern innig vermengt.

II. Beide Gemische vermengt und zusammen zwei Minuten in Wasser von 100° gehalten.

III. Rotes Reibgemisch allein 2 Minuten im Wasser von 100° gehalten.

Diese drei Portionen wurden zwei Tage in Stickstoffatmosphäre in Zimmertemperatur gehalten. Nach Ansäuern und Filtrieren waren alle Filtrate annähernd gleich stark rot (auf gleiches Volumen gebracht). Die amylalkoholischen Auszüge verhielten sich jedoch verschieden; der Auszug der Portion I war hellrot gefärbt, derjenige der Portion II gelb, derjenige der Portion III gelblich. Erhitzt über HCl erhöhte sich der Farbgehalt von I; II und III wurden ebenfalls hellrot, blieben aber im Farbgehalt hinter I deutlich zurück. Der Farbgehalt von II und III entsprach ganz dem Farbgehalt vor dem Ansetzen des Versuchs untersuchter frischer Kontrollportionen.

Es ist also in den grünen Blättern tatsächlich anthocyaninspaltendes Enzym vorhanden gewesen. Seine Menge scheint jedoch geringer zu sein als in roten Blättern, wenn nicht die Verschiedenheit darauf beruht, daß bei der Vermengung von rotem, fermentfreiem mit farbstoffreiem, fermenthaltigen Gemisch keine so innige Berührung zwischen Farbstoff und Enzym zustande kommt, wie in einem beide Komponenten von Hause aus enthaltenden Gemisch.

VI. Autolyse roter Blätter-Reibgemische in Gegenwart von Sauerstoff.

Die folgenden Versuche zeigen, daß ein vollkommener Ausschluß des Sauerstoffs für den Nachweis fermentativ abgespaltenen Anthocyanidins notwendig ist.

Werden die Reibgemische unter $CaCO_3$- und Thymolzusatz mit großer Oberfläche der Autolyse bei Zimmertemperatur an der Luft überlassen, so weisen abfiltrierte und angesäuerte Stichproben nach 7 Stunden nur noch geringe Mengen Anthocyanin auf, nach 24 Stunden ist das angesäuerte Filtrat gelbbraun. Wird das Autolysat nach 24 Stunden mit Amylalkohol ausgeschüttelt, so resultiert ein leicht gelber Amylalkohol, der beim Erhitzen kaum sichtbar rosa wird, jedoch bei vorsichtiger Reduktion in Eiswasser farblos und bei darauffolgendem Erhitzen

hellrot wird. Es liegt also, soweit Anthocyanidin in Frage kommt, hier ein ähnlicher Fall vor, wie es im Abschnitt C beim Überwiegen der Oxydation über die Reduktion an lebenden Blättern gefunden worden ist. Zwei weitere amylalkoholische Ausschüttelungen lieferten so gut wie keinen Farbstoff mehr. Die ausgewaschene gelbbraune wäßrige Schicht gibt nach der Hydrolyse an Amylalkohol intensiv braunroten Farbstoff ab, der sich zu rein hellrotem Farbstoff reduzieren läßt. Dies ist merkwürdig, da der früher beschriebene braune Farbstoff, der aus frischen Blättern erhalten werden kann, sich nicht reduzieren läßt. Es scheint daher, daß dieser Farbstoff durch die postmortale Oxydation zerstört worden ist und daß das zu gelbbraunem Farbstoff oxydierte Anthocyanin nach 24 Stunden Autolyse noch teilweise mittelst Reduktion regeneriert werden kann.

2 bis 3 Tage alte Autolysate gaben an Amylalkohol große Mengen braunen Farbstoffs ab. Inzwischen ist aber wahrscheinlich stärkere Oxydation und reichlichere Hydrolyse oxydierten Anthocyanins eingetreten. Die wäßrige Schicht ist braun gefärbt und gibt nach Hydrolyse den Farbstoff quantitativ an Amylalkohol ab. Durch Reduktion konnte in keiner der Lösungen mehr roter Farbstoff erhalten werden.

Die Vorgänge wurden nicht im einzelnen verfolgt; immerhin ergibt sich aus der Anwesenheit eines braunen, erst nach Hydrolyse in Amylalkohol gehenden Farbstoffes, der in den ersten Oxydationsstadien noch zu rotem Farbstoff reduziert werden kann, daß bei den postmortalen Vorgängen an der Luft die Oxydation des Anthocyanins seiner Hydrolyse vorausgeht. (Inwieweit die Abhandlung von Nagai (The oxydation of anthocyanin, Bot. Mag. Tokyo 31, 1917) sich mit derartigen Fragen befaßt, kann Verf. zur Zeit nicht feststellen.)

Eine eingehende Untersuchung des enzymatischen Spaltungsprozesses beim Polygonum-Anthocyanin konnte natürlich nicht mit den sämtliche Stoffe des Blattes enthaltenden Reibgemischen vorgenommen werden und soll einer Gelegenheit vorbehalten sein, in der größere Materialmengen für Reindarstellung des Enzyms zur Verfügung stehen. Immerhin dient für die Cha-

rakterisierung des Enzyms als Anhaltspunkt die Tatsache, daß Emulsinzusatz zu den Reibgemischen keine Beschleunigung der Hydrolyse bewirkt.

Inwiefern das Enzym in der lebenden Pflanze zur Wirkung kommt, ist ebenfalls eine noch offene Frage. Es ist nicht gelungen, in Blättern, die 24 Stunden in N_2-Atmosphäre verweilt hatten, eine Anthocyaninspaltung nachzuweisen; länger konnte der Versuch nicht ausgedehnt werden, da sich nach dieser Zeit kleine, gelb verfärbte, abgestorbene Herde zeigten. Jedenfalls liegt auch hier ein Prozeß vor, der, in der lebenden Pflanze aufs feinste reguliert, nur in der abgetöteten Pflanze sich hemmungslos und daher in chemisch greifbarer Form abspielt.

Schlußbetrachtung.

Auf Grund der vorliegenden Untersuchungen wäre es denkbar, daß sich der Prozeß des Anthocyanverschwindens bei Polygonum compactum folgendermaßen in seinen ersten Stadien abspielt: Das Anthocyanin wird mittelst eines Enzyms in Anthocyanidin und Zucker gespalten. Das Anthocyanidin isomerisiert sich zur farblosen Pseudobase; diese kann auf dem Weg der Oxydation in einen gelben Farbstoff umgewandelt werden, der seinerseits auf dem Weg der photochemischen Reduktion wieder die Pseudobase des Anthocyanidins liefern kann. Diese Vorgänge sind jedoch nicht die einzige Ursache des Auftretens der Anthocyanidinpseudobase und ihrer Oxydationsstufe; denn diese finden sich auch schon in ganz jungen Blättern, so daß sie hier bei der Anthocyaninsynthese eine Rolle spielen könnten.

II. Untersuchungen an Paeonia-Arten und -Varietäten.

A. Voruntersuchung.

Unter den zur Verfügung stehenden Paeonien befanden sich zwei, deren Anfang April über dem Boden erscheinende Blätter und Hauptachsen intensiv rot gefärbt waren: Paeonia Wittmanniana Hartwiss und eine Gartenform von Paeonia officinalis L. Die Blätter sind um diese Zeit schon ziemlich weit entwickelt, bleiben jedoch noch ca. 2 Wochen mit nach außen gekehrter Blattunterseite schopfartig aneinandergedrängt

und eng zusammengefaltet. Während dieser Zeit nimmt die Rotfärbung nur unwesentlich ab; dies tritt erst beim Entfalten der Blätter ein. In höherer Temperatur entwickeln sich die Blätter wesentlich rascher und verlieren auch die rote Farbe früher. Abgeschnittene, ins Wasser gestellte Sprosse von P. Wittmanniana wurden am 13. April teils in ein Warmhaus von ca. 22°, teils in einen Raum von 10—15° mit gleichen Lichtverhältnissen gebracht. Die Warmhausexemplare waren nach 14 Tagen fast vollkommen entfaltet, hatten die rote Färbung nahezu ganz verloren und zeigten ein gelbstichiges Grün, während die bei 10—15° gehaltenen Exemplare sich nach dieser Zeit nur wenig entfaltet hatten und noch tief rot gefärbt waren. Auch bei diesen Pflanzen ist das Verschwinden des Anthocyans nicht durch Verteilung des Farbstoffs auf eine größere Oberfläche bedingt, da die Blätter im Warmhaus keine wesentliche Flächenzunahme erfahren hatten. Das Verschwinden des Anthocyans stellt also auch hier einen physiologischen Prozeß dar, der durch Erwärmen beschleunigt werden kann.

Die Untersuchung des roten Farbstoffs dieser roten Blätter und der roten Blüten einer Reihe von verschiedenen Paeoniapflanzen ergab in ihren Löslichkeitsverhältnissen gegenüber Amylalkohol und verdünnter Säure, daß rhamnosefreie Diglukoside vorlagen. Die chemische Konstitution wurde auch hier nicht berücksichtigt. Jedoch scheinen die hier in Betracht kommenden Diglukoside nur teilweise mit dem von Willstätter aus Paeonienblüten von Merck[1] Darmstadt dargestellten Paeonin identisch zu sein. da hie und da in amylalkoholischen Anthocyanidinlösungen nach Neutralisierung und Alkoholzusatz mit $FeCl_3$ eine intensiv blauviolette Färbung[2] erzielt werden konnte, während Paeonidin mit $FeCl_3$ nur schwache Reaktion giebt; außerdem war die saure amylalkoholische Lösung zumeist nicht violettrot wie beim Paeonidin, sondern rot. Die Reaktion mit verdünnter Sodalösung ist, wenigstens in den aus Blättern hergestellten Lösungen, durch das Vorhandensein von Begleitstoffen verdeckt und gab teils grüne, teils gelbe Färbung.

Saure Farbstofflösungen aus roten Blüten gaben vor dem

[1]) Laut Merck's Index: Paeonia officinalis.

[2]) Vielleicht ist allerdings diese Reaktion durch begleitende Gerbstoffe bedingt.

Erhitzen schöne Blaufärbung mit Soda, dagegen nicht mehr nach Hydrolysierung mit heißer Säure. Erwähnenswert in dieser Hinsicht ist das Verhalten eines die typische Sodareaktion nach Erhitzen störenden Begleitstoffes in den tiefroten Blüten von Paeonia decora Anders. Die tief rote, aus dem Hydrolysat gewonnene amylalkoholische Lösung wurde mit ganz schwacher Sodalösung tropfenweise versetzt. Nachdem die Neutralisation erreicht war, traten in der wäßrigen Schicht zuerst tief blaue Wolken auf, die sofort einer intensiven Grünfärbung Platz machten; es waren also offenbar zwei Farbstoffe vorhanden. Willstätter fand, daß vorhandene Begleitstoffe mit Äther extrahiert werden können, und daß die so gereinigten Lösungen mit Soda die typische Anthocyanreaktion geben. Dieses Verfahren, zu dem mit $KMnO_4$ gewaschener, d. h. peroxydfreier Äther genommen wurde, führte bei diesen Blüten nicht zum Ziel. Da die Hydrolysierung an einem Extrakt vorgenommen worden war, der zuvor so lange mit Amylalkohol gewaschen wurde, bis der Amylalkohol an Soda keinen gelben Farbstoff mehr abgab, lag es nahe, an einen Begleitstoff zu denken, der im unerhitzten Extrakt ebenfalls als amylalkoholunlösliches Glukosid vorhanden ist, sich dagegen in seiner Spaltbarkeit durch heiße Säure von Anthocyan vielleicht unterscheidet. Der Extrakt wurde daher der fraktionierten Hydrolyse unterworfen und mit ca. 8% H_2SO_4 + etwas Salzsäure zunächst 4 Minuten bei 100° gehalten; beim Ausschütteln mit Amylalkohol ergab sich eine rote amylalkoholische Lösung, die sich gegen verdünnte Sodalösung wie die oben erwähnte verhielt. Hierauf wurde die noch ziemlich stark rot gefärbte wässrige Lösung nach nochmaligem Waschen mit Amylalkohol 5 weitere Minuten bei 100° gehalten; die aus dieser Fraktion erhaltene rote amylalkoholische Lösung gab mit Sodalösung eine reine Blaufärbung; die wäßrige Schicht enthielt nach der Extraktion keinen Farbstoff mehr.

Es ist somit in den untersuchten Blüten neben dem Anthocyan offenbar ein zweites Glukosid vorhanden, das in saurer Lösung und unerhitzt in alkalischer Lösung keinen besonderen Farbstoffcharakter zeigt, sich leichter als das Anthocyan hydrolysieren läßt und infolge seines Verhaltens gegen Amylalkohol und Äther den Anthocyanen sehr nahe steht, jedoch nach Er-

hitzen mit Soda Grün- oder Gelbfärbung gibt. (Die grüne Farbe könnte eine aus dem ja ebenfalls vorhandenen Anthocyanblau und Gelb resultierende Mischfarbe sein).

B. Das Vorkommen einer Oxydationsstufe des Anthocyanidins in den Paeoniapflanzen.

Die untersuchten Paeoniapflanzen unterschieden sich dadurch prinzipiell von Polygonum compactum, daß in ihren vegetativen Organen nie Anthocyanidin nachgewiesen werden konnte, obwohl sie wie Polygonum ein Chromogen enthalten können, das durch Reduktion in einen sich wie Anthocyanidin verhaltenden Farbstoff übergeführt werden kann.

Die roten Blätter von Paeonia Wittmanniana und der Gartenform von P. officinalis geben mit verdünnter Säure eine tief rote Lösung, die an Amylalkohol gelblichen Farbstoff abgibt; bei Erhitzen in Gegenwart von HCl vertieft sich die gelbe Farbe ohne Spur von Rötung, gleichgiltig bei welchen Temperatur- und Lichtverhältnissen die Blätter sich befunden hatten. Wurde die amylalkoholische Lösung auf die im I. Teil beschriebene Weise der Reduktion bis zur Farblosigkeit unterworfen, so resultierte nach Erhitzen eine erst violette, dann hellrote Lösung, die sich gegen Soda, $CaCO_3$, u. s. w. wie eine Anthocyanidinlösung verhielt und beständig war. Die Reduktion bei höherer Temperatur, ca. 30^0—40^0, lieferte im Gegensatz zu Polygonum etwas mehr Farbstoff ohne die violette Zwischenstufe.

Ungefähr dieselbe Menge an Anthocyanidin-Oxydationsstufe ist in ausgewachsenen Blättern dieser beiden Pflanzen zu finden. Jedoch ist die Menge beträchtlich geringer als in den extremen Fällen bei Polygonum compactum. In gelbgrünen Blättern, die bei beiden Paeonien neben rein grünen vorkommen, ist die Oxydationsstufe dagegen reichlicher vorhanden.

Das Vorkommen der Oxydationsstufe steht mit dem Vorkommen des Anthocyanins in gewissem Zusammenhang. Eine andere Gartenform von P. officinalis, deren Laubblätter während der ganzen Frühjahrsentwicklung rein grün waren, lieferte nur verschwindende Mengen des Chromogens. Ebenso konnte bei

einem und demselben Individuum von Paeonia peregrina Miller dieser Zusammenhang erwiesen werden: einige Blätter zeichneten sich in fertig entwickeltem Zustand dadurch aus, daß die Blattränder einen deutlichen roten Saum aufwiesen und gleichzeitig die Blattspreite gelbgrün verfärbt war, während bei der Mehrzahl der Blätter der Anthocyansaum nur schwach angedeutet oder gar nicht vorhanden war und die Blattspreite rein grüne Färbung aufwies. Die gelbstichigen Blätter lieferten hellgelbe amylalkoholische Auszüge, die nach Reduktion schön rot gefärbt waren, während die Auszüge aus grünen Blättern mit weniger Anthocyangehalt auch nur verschwindende Mengen Anthocyanidin lieferten.

Es ist daher die Frage naheliegend, ob beim Verschwinden des Anthocyanins eine Anreicherung an oxydiertem Anthocyanidin festgestellt werden kann. Diese Vermutung wurde bestätigt. In den Blättern der beiden roten Paeoniapflanzen, die sich im Stadium der Entrötung befanden, sei es im Freien an der lebenden Pflanze, sei es im Warmhaus an abgeschnittenen Sprossen, fand sich, unter quantitativ gleichen Verhältnissen untersucht, eine weit größere Menge der Oxydationsstufe als in den vorhergehenden oder etwas späteren Entwicklungsstadien: Die amylalkoholischen, stark gelb gefärbten Auszüge nahmen nach Reduktion bei niederer Temperatur und nachherigem Erhitzen mit HCl violette Farbe an, die bei längerem Erhitzen, im ganzen ca. 5—8 Minuten, in tiefes Rot überging.

Infolgedessen ist wohl auch hier der Schluß berechtigt, daß das Verschwinden der roten Farbe in den lebenden Blättern von einer Hydrolyse des Anthocyanins und einer Oxydation des abgespaltenen Anthocyanidins zu gelbem Farbstoff bedingt ist, zumal da die Farbe der Blätter nach der Entrötung mehr gelb als grün ist. Ob vielleicht die Oxydation der Hydrolyse vorangeht, müßten weitere Untersuchungen zeigen.

Im Lauf der Entwicklung ist der gelbe Farbstoff offenbar noch weiteren Veränderungen unterworfen, da er in älteren Blättern nur noch in geringer Menge nachgewiesen werden kann, während beim Eintritt der herbstlichen Rötung, ungefähr von Anfang August an, wieder eine Anreicherung konstatiert werden kann.

Es war bei Paeonia nicht möglich, einen weiteren Beweis

für diese Ansicht mit Hilfe der Untersuchung postmortaler Vorgänge zu erbringen, wie späterhin ausgeführt werden wird.

Vorerst mögen noch einige an Blüten vorgenommene Untersuchungen mitgeteilt werden.

Auch in den Blüten der verschiedenen Paeonia-Arten und Varietäten konnte die Oxydationsstufe des Anthocyanidins nachgewiesen werden; jedoch war im Gegensatz zu den Blättern in manchen Pflanzen auch Anthocyanidin selbst, in Form seiner Pseudobase, vorhanden. Die Mengen waren sehr gering und, soweit die Oxydationsstufe in Betracht kommt, geringer als in den grünen, bezw. gelbgrünen Blättern der betreffenden Pflanze.

Es lag die Vermutung nahe, daß in Blütenknospen sich größere Mengen dieser Stoffe finden ließen; aber auch hier war der Gehalt so gering wie bei offenen Blüten. Da nun auch ganz junge Blütenknospen schon tiefrot gefärbte Petalen besitzen, scheinen diese zuckerfreien Farbstoffkomponenten für die Anthocyaninsynthese in den Blüten nicht in Betracht zu kommen. Hierauf wird in Abschnitt III bei Besprechung einiger an Cobaea-Blüten gemachten Beobachtungen zurückzukommen sein.

Einige der Untersuchungen seien hier mitgeteilt. Die tiefroten Blütenblätter aus geöffneten Blüten und ganz jungen Blütenknospen von Paeonia decora ergaben aus dem sauren tiefroten wäßrigen Auszug eine gelbliche amylalkoholische Lösung, die über HCl erhitzt oder nach längerem Stehen blaßrot, reduziert und dann erhitzt ebenso blaßrot wurde.

Es war also Anthocyanidinpseudobase und aus den Seite 577 angeführten, auch hier nachkontrollierten Gründen offenbar auch die Oxydationsstufe vorhanden. Das Verhalten der roten Lösung bei Neutralisation mit $CaCO_3$ und Wiederansäuern war das für Anthocyanidin typische; eine zweite amylalkoholische Ausschüttelung gab keinen Farbstoff mehr.

Anders verhielten sich die Blüten von der (im Frühjahr rotblättrigen) Gartenform von Paeonia officinalis. Die amylalkoholische Schicht wurde beim Erhitzen über HCl nur stärker gelb gefärbt, während nach Reduktion auf Erhitzen schön rote Farbe auftrat.

Die Blüten dieser Pflanze waren blaßrot gefärbt und gefüllt, die innersten Blütenblätter rein weiß. In diesen farblosen

Blütenblättern ließ sich kein Farbstoff, weder durch Erhitzen noch durch Reduktion nachweisen.

Bemerkenswert ist das Verhalten der gelben Blüten von Paeonia Wittmanniana. Der saure, gelbe Auszug aus den Blütenblättern gibt ohne vorheriges Erhitzen seinen Farbstoff quantitativ an Amylalkohol ab. Die intensiv gelbe amylalkoholische Lösung wird nach Reduktion bei ca. 30°—40°, jedoch nicht in Eiswasser bei ca. 20° farblos oder blaßrot, nach darauffolgendem Erhitzen intensiv rot. Es stellt also hier die in den Blüten der anderen Paeonien in nur geringer Menge vorhandene gelbe Oxydationsstufe des Anthocyanidins die die Blütenfarbe bedingende Substanz dar. Die mit Amylalkohol nachgewaschene wäßrige Schicht nahm bei Reduktion keinen bestimmten Farbcharakter an; sie färbte sich beim Erhitzen mit Salzsäure nur gelblich, etwas weniger als eine nicht reduzierte Vergleichsportion. Everest[1] hat bei einer Anzahl gelber und auch weißer Blüten mittelst Reduktion rote Farbstoffe erhalten, jedoch war im Gegensatz zu Paeonia Wittmanniana das Reduktionsprodukt, nach seinem Verhalten gegen Amylalkohol beurteilt, eine glukosidische Verbindung. Ebenso hat Shibata[2] neuerdings u, a. aus gelben Blüten von Diervillea grandiflora S. et Z. mittelst Reduktion roten Farbstoff erhalten; jedoch ist aus dem dem Verf. z. Zt. allein zugänglichen Referat nicht zu ersehen, ob es sich um Glukoside oder zuckerfreie Verbindungen handelt.

Die Frage, ob die in den Paeonien vorhandenen Oxydationsstufen des Farbstoffs zuckerfrei sind, muß etwas näher beleuchtet werden. Es könnte ja der Fall sein, daß diese Stoffe ein Glukosid darstellen, das gegenüber Amylalkohol andere Löslichkeitsverhältnisse besitzt als Anthocyanin und daß bei dem nach der Reduktion vorgenommenen Erhitzen neben der Isomerisierung eine Hydrolyse vor sich ginge. Demgegenüber ist zu betonen, daß auch die kleine Menge Farbstoff, die schon bei 30—40° während der Reduktion auftreten kann, sich nicht im geringsten mit verdünnten Säuren aus dem Amylalkohol ausschütteln läßt.

[1]) Everest, Proc. Royal Soc. **87**, 1914. p. 444.
[2]) Shibata; Shibata und Kishida, Bot. Mag. Tokyo **39**, p. 118, 301, 316 (Ref. Zentralbl. f. Phys. **32**, 1917. p. 7).

C. Die Bildung eines Farbstoffs der Anthocyangruppe bei postmortalen Prozessen.

Die Untersuchung der postmortalen, mit dem Anthocyanstoffwechsel in Zusammenhang stehenden Erscheinungen bei Paeonieen führte zu anderen Resultaten als es bei Polygonum compactum der Fall war und wie es auf Grund des Auftretens größerer Mengen einer Anthocyanidin-Oxydationsstufe bei der Entrötung der Blätter hätte erwartet werden können. Die Untersuchungsmethode war dieselbe, wie sie im I. Teil beschrieben wurde.

Eine orientierende Untersuchung an roten Blättern von Paeonia Wittmanniana, die nach Abtötung bei —20° zwei Tage in Wasserstoffatmosphäre mit Toluolzusatz gehalten wurden, schien für eine reichliche Abspaltung von Anthocyanidin zu sprechen. Das Autolysat lieferte einen roten Extrakt, der an Amylalkohol gelblichen Farbstoff abgab; die amylalkoholische Lösung wurde beim Erhitzen mit Salzsäure nach 2—3 Minuten prachtvoll dunkelviolett. In Anbetracht dieser großen Farbstoffmenge war es jedoch auffallend, daß die mit Amylalkohol nachgewaschene wäßrige Lösung stark rot geblieben war. Es wurde daher zwecks kolorimetrischer Vergleichung ein Serienversuch mit quantitativ gleichen Mengen angesetzt;

Junge rote Blätter wurden mit etwas Leitungswasser und Seesand zu einem dicken Brei verrieben, in Portionen von 8 ccm in Röhrchen abgefüllt und mit Toluolzusatz 1—10 Tage unter Wasserstoff bei Zimmertemperatur stehen gelassen. Nach Abbrechen der Autolyse wurde das Reibgemisch sofort mit 8 ccm 5 %iger Schwefelsäure angesäuert, filtriert und das Filtrat mit 4 ccm Amylalkohol ausgeschüttelt. Diese Ausschüttelung wurde mit verdünnter Säure gewaschen (wobei sich die Waschflüssigkeit als absolut chromogenfrei erwies) und mit Salzsäure einige Minuten bei 100° gehalten (Amylalkohol I der f. Tabelle). Die wäßrige Schicht wurde nach mehrmaligem Waschen mit Amylalkohol mit stärkerer Schwefelsäure unter Salzsäurezusatz quantitativ hydrolisiert und mit Amylalkohol extrahiert (Amylalkohol II der f. Tabelle). Eine gleich große frische Portion des Reibgemisches wurde vor Ansetzen des Serienversuchs ebenso behandelt.

Die Resultate sind in f. Tabelle wiedergegeben:

No.	Versuchs-dauer	Amylalkohol I		Amylalkohol II
		nicht erhitzt	erhitzt	
1	sofort untersucht	gelblich	gelb	dunkelrot
2	1 Tag	gelb	violett	dunkelrot
3	2 Tage	rotstichig-gelb	dunkelviolett	dunkelrot
4	3 Tage	hellrot	dunkelviolett	dunkelrot
5	5 Tage	rot	undurchsichtig violett,	rot
6	10 Tage	dunkelrot	undurchsichtig violett	hellrot

Hieraus ergibt sich folgendes Resultat:

In den jungen roten Blättern von Paeonia Wittmanniana entsteht bei postmortalen Prozessen unter Luftabschluß ein Stoff, der durch Erhitzen in einen intensiv gefärbten violetten Farbstoff umgewandelt wird und sich in seinen Löslichkeitsverhältnissen gegenüber Amylalkohol und verdünnter Säure wie ein Anthocyanidin verhält. Das Auftreten dieses Stoffs steht nicht in Zusammenhang mit der Spaltung des vorhandenen Anthocyanins; dieses wird erst nach ca. 3 Tagen in geringem, nach 5—10 Tagen in stärkerem Maß hydrolysiert. Dabei geht die Bildung des violetten Farbstoffs offenbar weiter vor sich, da die rote Färbung des Amylalkohols gegen die bei Erhitzen eintretende Violettfärbung nicht aufzukommen vermag.

Auf welche Ursache die langsam einsetzende Hydrolyse des Anthocyanins zurückzuführen ist, wurde bis jetzt nicht weiter verfolgt. Die weitere Untersuchung befaßte sich lediglich mit dem violetten Farbstoff.

Ein weiterer Beweis für die Verschiedenheit der beiden Vorgänge ergibt sich aus folgendem Versuch.

Die dicken Hauptachsen der jungen Triebe von Paeonia Wittmanniana lassen sich durch Abziehen der äußersten Schichten leicht des Anthocyans berauben. Saure Auszüge aus derartig präparierten Stengeln waren leicht gelb gefärbt

und gaben nach Erhitzen mit HCl an Amylalkohol gelben Farbstoff ab, der auch bei Fortdauer des Erhitzens nie in violett umschlug. Es ist also weder Anthocyanidin- noch Anthocyaninpseudobase vorhanden. Wurden dagegen die Stengelstücke, sei es in toto abgetötet bei — 20^0, sei es in zerriebenem Zustand 2 Tage lang in Gegenwart von Toluol in Stickstoff- oder Wasserstoffatmosphäre gehalten, so trat schon beim Versetzen des Autolysats mit Säure eine deutliche Violettfärbung auf, die beim Ausschütteln mit Amylalkohol quantitativ in diesen überging und sich beim Erhitzen zu intensiver Violettfärbung steigerte. Eine nicht erhitzte amylalkoholische Lösung die bei Zimmertemperatur über Säure stehen gelassen wurde, war nach ca. 24 Std. so stark violett wie die erhitzte Portion. Wiederholte Ausschüttelungen des sauren wäßrigen Auszugs ergaben in absteigendem Maße beim Erhitzen noch weitere beträchtliche Mengen des Farbstoffs, so daß aus 8 g frischen Stengelstücken 15 ccm eines tief violettgefärbten Amylalkoholauszugs erhalten wurden. Wurden die wäßrigen sauren Auszüge ohne vorherige Amylalkoholausschüttelung erhitzt, so trat ebenfalls starke Violettfärbung ein und zwar gleich rasch bei Luftzutritt wie bei hoher Überschichtung mit luftfreiem Paraffinöl. Die mit angesäuertem Wasser ausgewaschene amylalkoholische Lösung, die an die Waschflüssigkeit keine Spur des Farbstoffs abgibt, wird mit verdünnter Sodalösung geschüttelt farblos, während die Soda intensiv gelbgrün gefärbt wird; nach Ansäuern geht der Farbstoff wieder in Amylalkohol, jedoch nicht mehr violett, sondern rot.

Über die allgemeinen Versuchsbedingungen ist zu bemerken, daß mit $CaCO_3$ versetzte Reibgemische etwas mehr Farbstoff als durch Erfrieren abgetötete, ohne $CaCO_3$ in toto der Autolyse unterworfene Organe liefern und daß die Abtötung durch Erfrieren gegenüber der mechanischen Destruktion durch Zerreiben keine Vorteile zu bieten scheint. Thymol- und Toluolzusatz gaben dieselben Resultate. Der Einfluß der Temperatur wurde nicht näher untersucht, jedoch scheint zwischen der Einwirkung von Zimmertemperatur und Temperatur von 37^0 kein großer Unterschied zu bestehen. Wurden die Reibgemische vor dem Einbringen in sauerstoffreien Raum eine Minute in siedendes

Wasser gehalten, so lieferten sie noch einigen violetten Farbstoff, wurden sie 2—3 Minuten auf die gleiche Weise behandelt, so resultierte nachher nur ein gelber Farbstoff.

Es ergibt sich also aus diesen Versuchen folgendes: In den jungen Hauptachsen von Paeonia Wittmanniana ist in räumlicher Trennung vom Anthocyan und in noch größerer Menge als in den Blättern eine farblose oder leicht gelb gefärbte Substanz vorhanden, die bei autolytischen Prozessen unter Luftausschluß in eine Verbindung übergeht, die sich wie ein zur Pseudobase isomerisiertes Anthocyanidin verhält. Die Tatsache, daß schon in der Kälte auf Säurezusatz eine merkliche Violettfärbung eintritt, rührt offenbar von der hohen Konzentration der Lösung her, da Willstätter hervorhebt, daß die Isomerisation des Farbstoffs zur Pseudobase durch Verdünnung der Lösung begünstigt wird und daher die Umkehrung dieses Prozesses von denselben Umständen abhängig sein wird.

Die Frage nach der Konstitution dieses Farbstoffes muß natürlich offen bleiben, immerhin ist zu bemerken, daß er in der Farbe seiner amylalkoholischen Lösung, ebenso in der nicht auffälligen Farbreaktion mit $FeCl_3$ dem Paeonidin Willstätters zu vergleichen ist. Seine (wochenlange) Beständigkeit in saurer Lösung, sowie seine Unveränderlichkeit in amylalkoholischer Lösung beim Ausschütteln mit Wasser bis zur Neutralisation sprechen jedenfalls dafür, daß ein echtes Anthocyanidin, kein Allocyanidin, vorliegt.

Die jungen roten Blätter und Hauptachsen der Gartenform von Paeonia officinalis boten bei der Autolyse unter Luftausschluß im Prinzip dieselben Erscheinungen dar. Auch hier wurde während der ersten Tage der Autolyse kein Anthocyanidin aus dem Farbstoffglukosid abgespalten, obwohl eine beträchtliche Menge einer Anthocyanidinpseudobase schon nach 24 Std. entstanden war. Dieser Farbstoff verhielt sich jedoch verschieden von dem bei Paeonia Wittmanniana erhaltenen.

Die nach ein bis zwei Minuten langem Erhitzen auftretende, intensive Violettfärbung schlug bei weiterem Erhitzen in schönes Rot um (nach ca. 5 Minuten). Worauf dies beruht, konnte

nicht untersucht werden; es wäre möglich, daß diese Verfärbung einer durch das Erhitzen bewirkten Oxydation oder etwa einer Abspaltung vorhandener Methylgruppen zuzuschreiben ist. In allen andern Punkten verhielt sich der Farbstoff wie der bei Paeonia Wittmanniana erhaltene, nur war die $FeCl_3$-Reaktion offenbar durch Begleitstoffe gestört.

Obwohl diese Anthocyanidine nicht aus dem vorhandenen Anthocyanidin hervorgegangen sind, besteht zwischen dem Auftreten ihrer Vorstufe und dem des Anthocyans ein Zusammenhang.

Eine andere Gartenform von Paeonia officinalis, die während ihrer Entwicklung kein Anthocyan bildete, lieferte aus jungen, der Autolyse unterworfenen Organen in 2 Versuchen keine, in einem Versuch eine kaum merkliche Farbstoffmenge, die ebenfalls von violett nach rot umschlug. Ebenso lieferte die Paeonia peregrina-Pflanze, die nur wenig Anthocyan gebildet hatte, in den jungen Organen nur wenig, von violett nach rot umschlagenden Farbstoff. Andererseits lieferten ausgewachsene, rein grüne und auch gelbstichige Blätter von Paeonia Wittmanniana nur gelben Farbstoff, während aus den rot gefärbten Herbstblättern dieser Pflanze wiederum so viel violetter Farbstoff wie im Frühjahr erhalten werden konnte.

Es scheint daher das Auftreten der Farbvorstufe eine Parallelerscheinung zur Anthocyanbildung zu sein. Infolgedessen wurde geprüft, ob auch bei der Entwicklung der Blüten diese Vorstufe sich einstellt. Jedoch verliefen die mit Blütenknospen und offenen Blüten von vier verschiedenen Paeoniapflanzen angestellten Autolyse-Versuche negativ. Es wurde im Verlauf von 3 Tagen weder Anthocyanin gespalten, noch trat die gesuchte Farbstoffvorstufe auf. Die geringe Menge Farbstoff, die evtl. in der amylalkoholischen Ausschüttelung nach Erhitzen angetroffen wurde, entsprach genau der bei der betreffenden Blüte aus frischen Petalen erhaltenen Farbstoffmenge. Daraus geht hervor, daß die Pseudobase dieses Farbstoffs während der Autolyse keine Veränderung erfährt. Dasselbe gilt übrigens auch für die etwa vorhandene Oxydationsstufe des Farbstoffs.

Wie ist nun das Entstehen dieser Anthocyanidine unter den Umständen der Autolyse bei Sauerstoffausschluß zu erklären?

Im vorigen Abschnitt wurde gezeigt, daß in den frischen Blättern der beiden roten Paeoniapflanzen ein Chromogen vorhanden ist, das reduziert bei 10—20° schon während der Reduktion hellrot, beim Erhitzen nach Reduktion stärker rot wurde, während bei Reduktion in Eiswasser eine farblose Lösung resultierte, die beim Erhitzen über violett nach hellrot umschlug. Der Ausfall der violetten Stufe bei der ersten Reduktionsart rührt offenbar von der durch die Reduktion erzeugten, nicht abgeleiteten Reaktionswärme her. Die Umwandlungen des Chromogens mittelst Reduktion in Eiswasser bis zum Auftreten des roten Farbstoffs nach Erhitzen entsprechen also ganz den Umwandlungen, die das Chromogen der Gartenform von Paeonia officinalis in der Autolyse und bei nachherigem Erhitzen erfährt. Dasselbe ist bei Paeonia Wittmanniana der Fall, nur daß hier die Umwandlung der in der Autolyse entstehenden Pseudobase auch nach längerem Erhitzen, im Gegensatz zum Reduktionsprodukt aus der lebenden Pflanze, bei der violetten Farbe stehen bleibt. (Es sei dahingestellt, ob der nach Alkalisierung und Wiederansäuern eintretende Umschlag nach rot einen analogen Prozeß darstellt.)

Nun besitzen bekanntlich lebende und abgetötete tierische und pflanzliche Gewebe eine beträchtliche Reduktionsfähigkeit. Soweit höhere Pflanzen in Betracht kommen, wurde die Reduktionsfähigkeit von Kartoffelreibsaft gegenüber Nitraten von Kastle und Elvove[1] genauer studiert; ferner fand Wolff[2], daß Brei von der Apfelfrucht, der an der Luft braunen Farbstoff gebildet hatte, bei Sauerstoffabschluß den Farbstoff wieder verliert.

Es ist daher mit Sicherheit anzunehmen, daß bei der Autolyse der Paeoniablätter und -Stengel bei Luftabschluß eine Reduktion einer Farbstoffvorstufe zur Farbstoffpseudobase stattfindet, die sich gemäß ihrem nichtglukosidischen Charakter erst beim Erhitzen in den Anthocyanidinfarbstoff umwandelt, soweit die Lösung nicht konzentriert ist. Ob diese Re-

[1]) Kastle und Elvove, Amer. chem. Journ. **31**, 1904. p. 606.

[2]) Wolff, Compt. rend. **158**, 1914. p. 1125.

duktion enzymatischer Natur ist oder auf der Anwesenheit leicht oxydierbarer, chemisch definierter Substanzen beruht, ist die Aufgabe weiterer Untersuchung. Die Natur der Reduktionstätigkeit der Gewebe liegt ja noch ziemlich im Dunkel. Die Aufhebung der Reduktion durch Erhitzen liefert keinen Beweis für die Tätigkeit einer Reduktase, da ja die zu reduzierende Substanz selbst durch das Erhitzen angegriffen werden könnte — eine Überlegung die bei der Untersuchung des enzymatischen Charakters der Polygonum-Anthocyanin-Hydrolyse wegfiel, da dort die Integrität des Ausgangsprodukts nach Erhitzen festgestellt werden konnte —.

Auf jeden Fall ist die Möglichkeit einer Reduktion durch Substanzen zu erwägen, wie sie von Heffter[1] und Straßner[2] für die Reduktion von Methylenblau durch Gewebe verantwortlich gemacht werden, Substanzen mit Sulfhydryl-Gruppen (z. B. Cystein), die — allerdings längere Zeit — gekocht in ihrer reduzierenden Wirkung geschwächt werden.

Zwischen den Befunden bei der postmortalen Reduktion und den durch Reduktion in vitro erhaltenen Resultaten besteht insofern ein Unterschied, als die Auszüge aus frischen Organen bedeutend weniger Farbstoff lieferten als die Autolysate; außerdem waren bei Paeonia Wittmanniana die auf die beiden Arten erhaltenen Farbstoffe von verschiedener Färbung; zum dritten war die Ausbeute an Farbstoff bei der Autolyse in weit höherem Grade vom Entwicklungsstadium der Organe abhängig als bei der Reduktion in vitro; viertens war das Chromogen, das aus frischen Organen gewonnen und durch Erhitzen in Farbstoff übergeführt wurde, auch in Autolysaten, noch vorhanden.

Alle diese Gründe sprechen dafür, daß hier zwei verschiedene Chromogene vorliegen. Es liegt nun die Vermutung nahe, daß ebenso wie die als Pseudobase oder Oxydationsstufe vorhandene geringe Anthocyanidinmenge einen Begleitstoff des glukosidischen Anthocyans darstellt, auch die geringe zuckerfreie Chromogenmenge nur einen Begleitstoff einer beträchtlichen

[1]) Heffter, Med. nat. Arch. **1**, Heft 1.

[2]) Straßner, Biochem. Zeitschr. **29**, 1910. p. 295.

Menge glukosidischen Chromogens ausmacht und daß dieses Glukosid als die Quelle des bei der Autolyse auftretenden starken Gehalts an Farbstoffpseudobase anzusprechen ist.

Für das Vorhandensein eines solchen Glukosids spricht die Tatsache, daß die mehrmals gewaschenen, sauren Auszüge aus frischen, geschälten Stengeln der betreffenden beiden jungen Paeoniapflanzen sich beim Erhitzen hellgelb färben und den Farbstoff nach längerem Erhitzen (10 Min.) quantitativ an Amylalkohol und aus diesem an verdünnte Sodalösung mit intensiv gelber Farbe abgeben.

Es ist nun in der Tat gelungen, in einigen Versuchen glukosidischen Farbstoff zu erhalten.

Durch Schälen von Anthocyan befreite, schon ziemlich alte Stengel der Gartenform von Paeonia officinalis ergaben nach 3tägiger Autolyse einen farblosen Auszug, der angesäuert sofort schwach violett wurde. Die erste Amylalkohol-Ausschüttelung war gelblich und wurde nach Erhitzen über HCl hellviolett, dann rosa; eine zweite Ausschüttelung blieb farblos; die wäßrige Schicht blieb bei fortgesetztem Waschen mit Amylalkohol jedoch immer gleich violett und wurde dann mit stärkerer Salzsäure 8 Minuten bei 100^0 gehalten, worauf der Farbstoff quantitativ, jedoch violett bleibend, in Amylalkohol überging.

Auch in Autolysaten jüngerer geschälter Stengel, die große Mengen zuckerfreien Farbstoffs lieferten, war hie und da eine geringe Menge des Farbstoffglukosides vorhanden.

Demnach beruht offenbar die Anthocyanidinbildung bei der Autolyse auf einem hydrolytischen und einem Reduktionsprozeß derart, daß zumeist die Hydrolyse der Reduktion vorangeht. Über die damit zusammenhängenden Fragen sollen noch weitere Untersuchungen angestellt werden.

In lebenden Blättern, die drei Tage (bei Paeonia Wittmanniana) in N_2-Atmosphäre ohne sichtliche Schädigung gehalten werden konnten, ließen sich so wenig wie bei Polygonum compactum irgendwelche, den autolytischen Farbbildungsprozessen analoge Erscheinungen nachweisen. Es stellt also

auch hier das reduktionsfähige Chromogen keine für den Stoffwechsel in Betracht kommende direkte Sauerstoffquelle dar.

Autolyse bei Gegenwart von Sauerstoff.

Wurden die Autolyse-Versuche bei Gegenwart von Luft vorgenommen, so ergaben sich in allen Fällen, wie bei Polygonum mehr oder weniger braun gefärbte, teils amylalkohollösliche, teils amylalkoholunlösliche Farbstoffe, die je nach der Stärke des oxydierenden Eingriffs bei künstlicher Reduktion keinen oder noch einen gewissen Teil des ursprünglichen Farbstoffs zurücklieferten.

Vergleichende Betrachtung der hauptsächlichen, bei Polygonum compactum und den Paeonien erhaltenen Befunde.

Es wurde gezeigt, daß Polygonum compactum in jungen und ausgewachsenen Blättern eine beträchtliche Menge Anthocyanidin, bzw. Oxydationsstufe dieses Farbstoffs enthält, während die vegetativen Organe der untersuchten Paeonien nur in jungen anthocyanhaltigen oder ebensolchen älteren Stadien eine relativ geringe Menge der Oxydationsstufe eines Anthocyanidins ohne die Farbstoffpseudobase selbst aufweisen. Nun ist bemerkenswert, daß auch die rein grünen Blätter der Polygonaceen auf Einwirkung von Verwundung, Knickung des Blattstiels usw. sehr rasch mit reichlicher Anthocyanbildung reagieren, wie auch bei Polygonum compactum im speziellen festgestellt wurde; andererseits wurde festgestellt, daß die Paeonienblätter auf derartige Einwirkungen ebenfalls, jedoch weit schwächer und langsamer Anthocyan bilden.

Es ist sehr wohl möglich, diesen Unterschied darauf zurückzuführen, daß Polygonum compactum eine größere Menge Anthocyanidin oder seiner leicht in den Farbstoff umwandelbaren Oxydationsstufe im Vorrat hat, während bei den Paeonien dieser Stoff erst aus irgendwelchen ursprünglicheren Verbindungen hergestellt werden muß. Weitere Untersuchungen sollen zeigen, ob die Anthocyanbildung durch äußere Einflüsse auch bei anderen Pflanzen zum Vorhandensein präformierten Anthocyanidins in Beziehung steht.

Ein weiterer Unterschied ist dadurch gegeben, daß bei Polygonum compactum eine enzymatische Hydrolyse des Anthocyans gelang, während die Paeonien wenigstens innerhalb 3—4 Tagen diese Erscheinung nicht boten. Damit ist natürlich nicht gesagt, daß bei den Paeonien eine Hydrolyse des Anthocyans in vivo überhaupt nicht stattfindet; möglicherweise lassen sich noch Versuchsbedingungen finden, bei denen ein derartiger Prozeß sich greifen läßt. Immerhin ist merkwürdig, daß Polygonum compactum bis jetzt die einzige von zahlreichen untersuchten Pflanzen darstellt, bei der eine in wenigen Tagen sich abspielende Anthocyaninhydrolyse festgestellt werden konnte.

Andererseits ließ sich bei Paeonia unter den Bedingungen der Autolyse das Auftreten eines zweiten Anthocyanfarbstoffs nachweisen, während Polygonum compactum keinen derartigen Farbstoff lieferte. Jedoch ist das hierfür verantwortlich zu machende Chromogen nicht auf die Paeonien beschränkt; so konnte u. a. aus jungen roten, durch Schälen von Anthocyan befreiten Blattstielen von Ligusticum, einer Umbellifere, derselbe violette Farbstoff unter den Bedingungen der Autolyse bei Luftabschluß erhalten werden.

Über den chemischen Charakter der in Polygonum compactum und den Paeonien vorhandenen Stoffe, die durch Reduktion in Farbstoffe der Anthocyangruppe übergeführt werden können, wurden noch keine Untersuchungen angestellt. Die Grünfärbung, die die Extrakte dieser Pflanzen mit $FeCl_3$ geben, weist zwar auf das Vorhandensein von Stoffen wie Quercetin, Rutin u. s. w. hin, jedoch wäre es in Anbetracht der Leichtigkeit, mit der sich bei Paeonien auf dem Wege postmortaler Reduktion ein roter Farbstoff erhalten läßt, leicht möglich, daß zwischen Flavonen und Anthocyanen noch Oxydationszwischenstufen vorhanden sind. Tatsache ist, daß neben den Anthocyanen sowohl in den Paeonien als in Polygonum compactum Substanzen ohne besonderen Farbcharakter vorhanden sind, die sich gegen Äther und gegen Amylalkohol vor und nach Erhitzen mit Säure wie Anthocyane verhalten. In diesem Zusammenhang ist zu erwähnen, daß Willstätter[1], bis jetzt in vorläufiger Weise, von der Existenz eines gelben Farbstoffs in

[1]) Willstätter, und Weil, Liebigs Annalen. 412, 1916. p. 231.

Mohnblüten berichtet, der »dem Anthocyan im wesentlichen analog ist«. Auf alle Fälle muß es sich um Stoffe handeln, die dem betreffenden Anthocyan gegenüber eine höhere Oxydationsstufe darstellen.

Theoretisches zur Frage der Anthocyanbildung.

Wenn durch die Untersuchungen Willstätter's am Quercetin, durch diejenigen von Everest an verschiedenen gelben Blütenfarbstoffen und durch vorliegende Arbeit erwiesen ist, daß die Anthocyanbildung in ihrem letzten Stadium einen Reduktionsprozeß darstellt, so ist damit noch nicht gesagt, daß sich dieser Prozeß in allen Fällen scharf absetzt von den vorbereitenden Prozessen konstitutiver Natur, d. h. es braucht wohl nicht immer ein Vorrat von flavonartigen Stoffen in der Pflanze angehäuft zu werden, ehe Anthocyanbildung erfolgt. Im vorhergehenden Abschnitt wurde versucht, diesen Punkt zur Erklärung des Geschwindigkeitsunterschieds heranzuziehen, der sich bei verschiedenen Pflanzen in der Anthocyanbildung auf äußere Reize hin geltend macht. Auf keinen Fall wird mit der Feststellung von Reduktionsvorgängen an Chromogenen der Kernpunkt der Frage nach der Anthocyanbildung getroffen, auch nicht, wenn diese Chromogene chemisch definierbare Substanzen darstellen.

In dieser Hinsicht sind die Untersuchungen von Combes[1] über den Gesamtgaswechsel von Blättern während der Anthocyanbildung und -zerstörung beachtenswert. Combes fand, daß z. B. in Blättern von Ampelopsis hederacea im Stadium der Anthocyanbildung die Oxydationsprozesse gegenüber grünen Blättern leicht gesteigert sind und daß von jungen Blättern (Ailanthus) beim Verschwinden des Anthocyans im Frühjahr mehr Sauerstoff abgegeben wird, als es bei möglichst gleichaltrigen, schon rein grünen Blättern der Fall ist. Vorausgesetzt, daß es berechtigt ist, diese Alteration des Gaswechsels direkt mit dem Anthocyanstoffwechsel in Beziehung zu bringen, so sind diese Befunde den Untersuchungen am Anthocyan selbst direkt zuwiderlaufend im Fall, daß nur

[1]) Combes, Rev. gén. de Bot. 22, 1910. p. 177.

das Endglied der Farbstoffbildung, bzw. das Anfangsglied der Farbstoffzerstörung betrachtet wird. — Combes selbst hat späterhin gerade in grünen Blättern von Ampelopsis hederacea ein Chromogen nachgewiesen, das bei der Reduktion einen Farbstoff der Anthocyangruppe liefert. (vgl. Abschn. IV.) — Wenn dagegen in rein theoretischer Weise die Anthocyanbildung in ihrem Gesamtverlauf als vom Zucker ausgehend in Rechnung gestellt wird, so ist tatsächlich in der Bilanz ein Plus auf Seiten der Oxydationsprozesse. Dies gilt für alle bis jetzt bekannten Anthocyane mit Ausnahme des sauerstoffärmsten des Pelargonidins, bei dessen aus Zucker angenommener Entstehung Oxydation und Reduktion sich aufhebt. Für die Quercetin-Cyanidinbildung wären ff. Gleichungen anzusetzen:

$$5\,C_6H_{12}O_6 + 2\,O_2 = 2\,C_{15}H_{10}O_7 + 20\,H_2O$$

Quercetin

$$2\,C_{15}H_{10}O_7 + 2\,H_2 = 2\,C_{15}H_{12}O_7 \text{ (Cyanidinbase)}$$

$$5\,C_6H_{12}O_6 + O_2 = 2\,C_{15}H_{12}O_7 + 18\,H_2O$$

Cyanidinbase

Bei sauerstoffreicheren Anthocyanen, z. B. dem Delphinidin ($C_{15}H_{12}O_8$), ist der Sauerstoffverbrauch bei der Bildung natürlich größer.

Es wäre wohl denkbar, daß sich diese Vorgänge, evtl. im Zusammenhang mit einer gleichzeitigen Anreicherung an Flavonen, im Gaswechsel der Pflanze ausdrücken könnten, eine Frage, die unter Berücksichtigung der entstehenden Anthocyan- und Flavonmengen wohl eine Untersuchung lohnt. Ob und wie die Vorgänge bei der Anthocyanzerstörung sich in diesen Rahmen fügen, kann mangels jeglicher Kenntnis über das weitere Verhalten der aus dem Farbstoff gebildeten Oxydationsprodukte noch nicht entschieden werden.

Auf die Theorie, in der die Anthocyanbildung als eine Oxydation von Chromogenen aufgefaßt wird und die besonders von Miß Wheldale[1] vertreten wurde, braucht hier nicht eingegangen zu werden, da diese Ansichten keine chemische Grundlage besitzen und schon von Willstätter und von Everest[2] eine Ablehnung erfahren haben.

[1]) Wheldale, u. a., Proc. Phil. Soc. Cambr. **15**, 1909. p. 137.

[2] Everest. l. c.

III. Die physiologische Bedeutung der Isomerisation der Anthocyanine.

A. Allgemeines.

Einige bei den beschriebenen Autolyseversuchen gemachte Beobachtungen gaben Veranlassung, der Eigenschaft der Isomerisation auch bei glukosidischen Anthocyanen einige Aufmerksamkeit zu widmen.

Die Reibgemische und die nicht mechanisch zerstörten roten Organe von Polygonum compactum und den Paeonien verloren bei Luftabschluß auch ohne Gegenwart von $CaCO_3$ die rote Farbe, so daß bei Blättern die chlorophyllgrüne, bei Blüten rein weiße Färbung zutage trat. Dies beruht nicht auf einer Reduktion des Farbstoffs zur Leukobase, sondern ist als Isomerisation zu betrachten, da schon auf ganz geringen Säurezusatz die rote Farbe sofort in voller Stärke wieder auftritt. Da nun die Isomerisation nur in neutraler Lösung vor sich geht, ist diese Erscheinung wohl so zu erklären, daß bei der Autolyse eine Vermengung der verschiedenen Zellinhalte stattfindet und durch Vereinigung des plasmaarmen, eben durch seine Rotfärbung sich als säurehaltig erweisenden Farbstoffzelleninhalts mit dem plasmareichen und daher im ganzen schwach alkalisch reagierenden Inhalt der übrigen Gewebszellen ein annähernd neutrales Gemenge resultiert, das der Isomerisation des Farbstoffs zur Pseudobase günstig ist. Bemerkenswerterweise findet keine Abblassung statt, wenn die Gemische vor Einbringen in die sauerstoffreie Atmosphäre erhitzt werden; es scheinen also beim Erhitzen der Organe saure Verbindungsgruppen in Freiheit gesetzt zu werden; jedoch könnte dieser Befund auch aus der Zerstörung eines die Umwandlung des Farbstoffs zur Pseudobase befördernden Enzyms erklärt werden, worüber weitere Untersuchungen anzustellen wären.

Dieses Verhalten wurde auch bei einer ganzen Reihe von Blüten aus den verschiedensten Familien festgestellt, aber nicht bei Delphinium Consolida, deren Blüten dauernd blau blieben; und eben das von Willstätter aus dieser Blüte gewonnene Delphinin zeichnet sich dadurch vor den andern Anthocyanen aus, daß es sich nicht zur Pseudobase isomerisiert.

Manche roten Blütenblätter wurden unter Luftabschluß nicht weiß, sondern violett; ein weiterer Beweis dafür, daß die Farbänderung von den oben geschilderten Umständen herrührt.

Somit kann auch die in lebenden Organen unter Umständen sich einstellende Farbänderung des Anthocyans in sichererer Weise, als es vor der Kenntnis der Isomerisierbarkeit des chemisch reinen Farbstoffs möglich war, als Indikation für Reaktionsänderungen im Zellsaft — natürlich nicht im Protoplasma — verwandt werden. Denn gerade diese Art der Anthocyanentfärbung bot naturgemäß ohne die Kenntnis ihrer Ursache ein mit mehr oder minder begründeten Hypothesen bearbeitetes Hindernis bei der Untersuchung.

Unter diesen Gesichtspunkt sind die Untersuchungen Fitting's[1] an Erodiumblüten, die vor den Willstätter'schen Untersuchungen ausgeführt worden sind, aufzufassen; es sei hierbei betont, daß sich dieser Autor streng an die Tatsachen gehalten hat. Er stellte fest, daß eine und dieselbe Blüte von Erodium gruinum und E. ciconium bei Temperaturen bis 20⁰ blau, bei höherer Temperatur weinrot und rosa, bei 40—42⁰ fast farblos ist und daß Temperaturwechsel sehr rasch eine von physiologischen Reizmomenten mitbestimmte entsprechende Farbänderung hervorruft; diese Farbänderungen konnte Fitting auch an den alkoholischen Auszügen nachweisen. Er glaubt daher, daß der Farbstoff selbst diese Umwandlungen erfährt, läßt dagegen die Frage der Beteiligung von anderen Substanzen offen.

Auf Grund der jetzigen Kenntnisse von den Anthocyaninen läßt sich in Verbindung mit den in vorliegender Untersuchung gemachten Beobachtungen die Erklärung dieser Erscheinung bei Erodium einen Schritt weiter führen: Temperaturwechsel bedingt offenbar eine Verschiebung der H- bzw. OH-Ionenkonzentration des Zellsafts, derart, daß unter dem regulierenden Einfluß des lebenden Protoplasmas in niederer Temperatur alkalische, in höherer saure und in noch höherer, jedoch wohl schon plasmaschädigender Temperatur neutrale Reaktion besteht. Die Farblosigkeit bei 40—42⁰ könnte freilich allein durch den Farbstoff bedingt sein, im Falle, daß diese Temperatur schon

[1]) Fitting, Zeitschr. f. Bot. **4**, 1912. p. 81.

bei annähernd neutraler Reaktion des Zellsafts zur Umwandlung in die Pseudobase genügen würde.

Reaktionsveränderung im Zellsaft und die dadurch ermöglichte Umwandlung des Anthocyanins zur Pseudobase dürfen jedoch nicht allgemein als Ursache der Farbänderung der Blüten verantwortlich gemacht werden. Dies zeigt eine gründliche, ebenfalls vor den Willstätter'schen Arbeiten erschienene Studie von Kastle und Haden[1] an Cichorium Intybus; die Verfasser konnten mit Sicherheit nachweisen, daß die im Lauf eines Tages vor sich gehende Ausbleichung und Braunfärbung der Blüte von der Tätigkeit einer Oxydase bedingt ist.

B. Untersuchungen an Cobaea scandens.

In der Literatur finden sich allenthalben Angaben über das Rotwerden noch farbloser Blüten beim Einlegen in Säure. Dies stellte z. B. Karzel[2] bei Campanula medium fest. Schnetzler[3] erzielte Rötung der Paeoniakelchblätter bei Einlegen in »Ka-oxalat« (nach Ref. in Bot. Ctrlbl.). Eigene Versuche bewiesen, daß es sich um saures Oxalat handelt, da nur dieses, ebenso wie verdünnte Säure Rotfärbung hervorbrachte.

Für eine nähere Untersuchung erwies sich Cobaea scandens geeignet. Die Blüten dieser Pflanze haben bekanntlich ungefähr 2 Tage lang, vom Auseinandergehen der Kelchblätter an gerechnet, eine eigentümlich gelbgrüne, sich allmählich besonders an den Kronzipfeln verstärkende Färbung, die im Lauf von 1—2 weiteren Tagen in Blau, bei niederer Temperatur in Blauviolett übergeht. Es lag nahe, bei diesen Blüten, bei denen die Größenentwicklung der Anthocyanbildung in auffallender Weise voraneilt, die Existenz einer rasch in Farbstoff sich umwandelnden Anthocyaninpseudobase anzunehmen.

An Querschnitten vom oberen Drittel der Kronröhre grüngelber Blüten zeigte sich im Mikroskop, daß die Epidermis der Außenseite und zum Teil die subepidermale Schicht grünen, teilweise körnigen Inhalt besitzt, während die Epidermis der

[1]) Kastle und Haden, Amer. Chem. Journ. **46**, 1911. p. 315.

[2]) Karzel, Österr. bot. Ztg. **56**, 1906. p. 348.

[3]) Schnetzler, Les Mondes. **53.** 1880. (Ref. Bot. Centralbl. **5.** 1881. p. 103.)

Innenseite gelblich gefärbt ist; das interzellularenreiche Parenchym ist farblos. Auf Zusatz von verdünnter Schwefelsäure färbten sich die Epidermiszellen der Innenseite blaßrot an, während die grünen Zellen der Außenseite unverändert blieben. In den blauen Blüten ist das Anthocyan in eben diesen Zellschichten der Innen- und Außenseite enthalten.

Ebenso färben sich grüne Blüten älteren Stadiums in verdünnte Säure gelegt nur an der Innenseite blaßrot an. Der wäßerige Extrakt grüner Blüten ist je nach Alter der Blüten farblos oder grün und wird, mit ganz verdünnter Säure tropfenweise versetzt, sofort blaßrot; an Amylalkohol wird nur der grüne Farbstoff abgegeben.

Es liegt hier also ein zur Pseudobase isomerisiertes rhamnosefreies, diglukosidisches Anthocyanin vor. Der amylalkohollösliche grüne Farbstoff ließ sich weder durch Erhitzen, noch durch Reduktion und Erhitzen in roten Farbstoff umwandeln; er ging beim Erhitzen über HCl in ein intensiveres Grün über.

Obwohl eine Anthocyaninpseudobase in den grünen Blüten vorhanden ist, so stellt sie doch nicht den Ausgangsstoff für die Blaufärbung der entwickelten Blüten dar. Werden nämlich die sauren Extrakte aus blauen Blüten und aus grünen Blüten auch in möglichst späten Entwicklungsstadien miteinander unter quantitativ gleichen Verhältnissen verglichen, so zeigt sich, daß der Farbstoffgehalt der blauen Blüten, die den Farbstoff an verdünnte Säure mit intensiver violettroter Färbung abgaben, das vielfache des Gehalts der grünen Blüten an Pseudobase beträgt.

Es wird also vor Eintritt der Blaufärbung kein Anthocyanin als Pseudobase angehäuft. Damit steht eine andere Tatsache in Übereinstimmung: Die Farbe der rein blauen Blüten ist schon vom ersten Auftreten an blau und nicht rot; würde der Farbstoff aus einer Pseudobase hervorgehen, so müßte er wohl, wenn auch nur vorübergehend, rot sein, da zur Isomerisation zum Farbstoff Säure erforderlich ist. Tatsächlich ist nun am 3. Tage der Blütenentwicklung (nach obiger Zählung) die Innenseite der Kronröhre oft rot überlaufen in einer Stärke, die dem Gehalt saurer Extrakte grüner Blüten an Anthocyanin wohl ent-

sprechen kann; auch stimmt dies Verhalten mit dem oben erwähnten Befund an grünen Blüten, die in Säure gelegt werden, überein.

Eine weitere Erklärung des raschen Auftretens der Blaufärbung ist in der Möglichkeit einer Einwanderung präformierten Farbstoffs in die Blüte gegeben, obwohl diese Vermutung an sich wenig wahrscheinlich ist. Um dies zu entscheiden, wurde an einem grünen Blütenkelch mit dem Messer ein 0,5 cm langer Schnitt geführt, der zwei Gefäßbündel quer durchtrennte; am nächsten Tage war die ganze Blüte gleichmäßig blaßviolett, nach 2 Tagen intensiv blauviolett gefärbt. Selbst die direkt oberhalb des Schnittes liegenden Partien waren so stark gefärbt wie die andern.

Ferner wurden grüne Blüten mit ebenfalls quer zur Längsachse verlaufender Schnittführung in Streifen von $^1/_4$—$^1/_2$ cm Breite zerlegt; auch diese färbten sich in der feuchten Kammer nach 24 Std. violett an und waren nach 2 Tagen fast so stark gefärbt wie intakte Blüten.

Demnach scheint also das Anthocyanin in der Blüte selbst aus den verschiedenen Molekülkomplexen zusammengesetzt zu werden, wobei natürlich dem grünen Farbstoff der jungen Blüte, der offenbar flavonartigen Charakter besitzt, eine Rolle zufällt.

Von ganz anderer Seite kommt Rosé[1] zu demselben Resultat. In der Annahme, daß Anthocyan ein Glukosid ist (die Arbeiten Willstätter's waren ihm nicht bekannt), untersuchte er den Gehalt der Cobaea-Blüten an freiem und gebundenem Zucker in vier Entwicklungsstadien und fand, daß der Totalzuckergehalt vom Knospenstadium bis zum Stadium der schwach rosa gefärbten Blüte steigt und im Stadium der blauen Blüte wieder beträchtlich gesunken ist, während Glukosidzucker erst in der blauen Blüte auftritt. Die geringen Spuren glukosidischen Zuckers, die in der rosa gefärbten Blüte vorhanden sein müssen, werden der Analyse wohl entgehen. Er schließt aus seinen Versuchen gemäß der Ansicht von Combes, daß das Anthocyan nicht aus schon vorhandenen Glukosiden, sondern aus ursprünglicheren Substanzen gebildet wird.

[1]) Rosé, Compt. Rend. **158**, 1914. p. 955; Rev. gén. de Bot. **26**, 1914. p. 257.

Es sei hier nochmals an die bei der Untersuchung der Paeoniablüten gefundenen Resultate erinnert; auch hier konnte der Gehalt der ganz jungen schon tief rot gefärbten Blütenblätter an Anthocyanidin oder seiner Oxydationsstufe nicht zur Anthocyaninbildung in Beziehung gebracht werden.

IV. Untersuchungen an einigen in der Literatur beschriebenen Chromogenen, die anthocyanartige Farbstoffe liefern.

In der Literatur ist eine Reihe von anthocyanartigen Farbstoffen beschrieben, die in den lebenden Pflanzen nicht als Farbstoff auftreten, sondern aus einem Chromogen in vitro dargestellt werden können. Im folgenden soll gezeigt werden, daß diese Stoffe, analog wie die im I. Abschnitt beschriebenen Chromogene der Polygonaceen, mit Hilfe der von Willstätter angewandten qualitativen Untersuchungsmethoden sich etwas näher charakterisieren lassen und als chemisch zusammengehörend betrachtend werden können.

Laborde[1] erhitzte die Beerenhäute noch grüner Weintrauben $^1/_2$ Std, im Autoklaven bei 120^0 mit 2 proz. Salzsäure und erhielt roten Farbstoff. Er unterscheidet im besonderen drei Farbstoffe; einen roten, in angesäuertem Wasser löslichen, einen roten, in reinem Wasser sehr schwer, in verdünntem Alkohol leichter löslichen und einen braunen, unlöslichen Farbstoff.

Zu eigenen Versuchen standen nur blaurote, reife Trauben zur Verfügung, aus deren Häuten und Kernen getrennt Extrakte mit 5proz. Schwefelsäure hergestellt wurden. Der amylalkoholische Auszug aus dem roten Häute-Extrakt war nach einmaligem Waschen mit wenig verdünnter Schwefelsäure leicht gelblich gefärbt; es war also in der untersuchten Weintraube im Gegensatz zu den von Willstätter untersuchten Fällen kein Anthocyan als Monoglukosid vorhanden, ebensowenig war Anthocyanidin als Farbstoff vorhanden, wie ihn Willstätter bei einigen Traubensorten nachweisen konnte. Die Weintraube scheint in ihren verschiedenen Rassen ein sehr wechselndes Bild in der chemischen

[1]) Laborde, Compt. Rend. 1908. **146**, p. 1411; 1908. **147**, p. 753.

Zusammensetzung ihrer Farbstoffe zu bieten, soweit die Zahl der Zuckermoleküle in Frage kommt. Wurde der amylalkoholische gewaschene Auszug mit Salzsäure erhitzt, so nahm er in wenigen Minuten eine über violett nach hellrot gehende Färbung an. Es lag also hier offenbar eine Anthocyanidinpseudobase vor.

Anders verhielten sich die gelben Extrakte, die aus einer nur geringen Anzahl (ca. 3 g) von Kernen hergestellt worden waren. Der farblose amylalkoholische Auszug wurde beim Erhitzen mit Salzsäure rasch intensiv rot und gab den Farbstoff an Sodalösung mit blauer Farbe ab, die jedoch keine sehr starke Intensität besaß. Mit Na-Acetat ausgewaschen wurde die rote amylalkoholische Lösung intensiv violettrot, ohne an die wäßrige Schicht Farbstoff abzugeben. Es ist also auch in den Kernen, und zwar in großer Menge, eine Substanz vorhanden, die sich wie eine Anthocyanidinpseudobase verhält.

Combes[1] hat eine Reihe von Pflanzen auf das Vorhandensein anthocyanliefernder Chromogene untersucht und stellte in reingrünen Blättern von Ampelopsis hederacea, Ligustrum u. a. ein Chromogen fest, das durch Reduktion in roten Farbstoff umgewandelt wird, der sich speziell bei Ampelopsis verhielt wie der aus roten Blättern gewonnene Anthocyanfarbstoff. Combes hat beide Farbstoffe in isoliertem, kristallisierten Zustand untersucht, ohne jedoch die Darstellungsweise näher anzugeben.

Die Untersuchung saurer Extrakte aus grünen Blättern von Ampelopsis hederacea ergab eine Bestätigung und Ergänzung der Befunde von Combes.

Die amylalkoholischen Auszüge aus den Extrakten wurden beim Erhitzen mit Salzsäure rasch intensiv rot. Das zugehörige Chromogen ließ sich der wäßrigen Lösung durch ca. 5malige Ausschüttelung mit Amylalkohol vollständig entziehen. Die ausgewaschene wäßerige Schicht ist leicht gelb gefärbt und wird beim Erhitzen mit Salzsäure tiefbraun unter Abscheidung gelbbrauner Flocken. Der in der gelben, nicht erhitzten Lösung vorhandene Stoff entspricht dem von Combes isolierten braunen Stoff; denn wenn die Lösung mit Zn und Mg in Gegenwart von Salzsäure ca. 3 Minuten bei 60° reduziert wird, so resultiert nach

[1]) Combes, Compt. Rend. **153,** 1911. p. 886; **157,** 1913. p. 1002, 1454 **158,** 1914. p. 272.

Abfiltrieren eine farblose oder blaßrote Lösung, die beim Erhitzen auf 100° sich tief rot färbt und bei längerem Erhitzen den Farbstoff fast quantitativ ausscheidet. Die Suspension gibt den Farbstoff an Amylalkohol quantitativ unter sofortiger Auflösung ab. Diese Lösung verhält sich gegen Soda usw. wie eine Anthocyanidinlösung. Wird ein nicht mit Amylalkohol ausgeschüttelter Extrakt mit Salzsäure erhitzt, so resultiert eine braunrote Fällung, die natürlich ein Gemenge des amylalkohollöslichen roten und des braunen Farbstoffs darstellt.

Es ergibt sich also, daß in den grünen Blättern von Ampelopsis hederacea eine Substanz vorhanden ist, die sich wie eine Anthocyanidinpseudobase verhält. Außerdem ist eine schon von Combes nachgewiesene, in saurer Lösung leicht gelbgefärbte Substanz vorhanden, die durch Reduktion in einen Farbstoff der Anthocyangruppe umgewandelt werden kann. Es erhebt sich noch die Frage, ob diese gelbe Substanz evtl. ein Glukosid darstellt; dafür spricht der Umstand, daß der mit Amylalkohol ausgewaschene Extrakt, der an Amylalkohol keine Spur des gelben Stoffes abgibt, nach Erhitzen mit Salzsäure den dabei entstehenden braunen Farbstoff fast quantitativ an Amylalkohol abgibt; der nicht in Amylalkohol gehende geringe Farbstoffrest ist evtl. durch Beimengung andrer Substanzen bedingt. Die Tatsache, daß der nach Reduktion entstehende rote Farbstoff quantitativ in Amylalkohol übergeht, spricht nicht gegen die Glukosidnatur seines Chromogens, da die Reduktion ziemlich kräftig geleitet werden muß und dabei möglicherweise eine Hydrolyse erfolgt.

Die vorliegenden Versuche wurden Mitte Juli ausgeführt. Ob im Laufe der Vegetationsperiode sich Verschiebungen dieser Verhältnisse bemerkbar machen, ist Aufgabe einer weiteren Untersuchung.

Eine weitere hierher gehörige Erscheinung hat Tswett[1] beschrieben. Er fand, daß Äpfelschnitzel (Haut und Fruchtfleisch), die einige Tage in einem Alkohol-Salzsäuregemisch liegen, tief roten Farbstoff geben; beim Erwärmen tritt die Farbe sofort auf und zwar geht sie über Gelb-Orangegelb nach Bräunlich-rot. Beim Erhitzen von Äpfelstücken in 20proz. Salzsäure ohne Alko-

[1]) Tswett, Biochem. Zeitschr. 58, 1914. p. 225.

holzusatz erhielt Tswett eine erst rötliche, dann bräunliche Flüssigkeit. Auf Zusatz von Formol geht die Färbung der alkoholischen Lösung langsamer vor sich, jedoch resultierte dann ohne gelben Übergang gleich eine violettrote Lösung. Die Eigenschaften des roten Farbstoffs sind anthocyanartig. Tswett vermutet, daß die Wirkung des Formaldehyds darauf zurückzuführen ist, daß die Oxydation gewisser Chromogene zu braunen Farbstoffen dadurch hintangehalten und so die reine Farbe einer durch das Erhitzen entstehenden Substanz zutage tritt; er läßt jedoch die Frage offen, da er mit anderen reduzierenden Mitteln z. B. Ameisensäure, Natriumsulfit, keinen Erfolg hatte.

Die Nachuntersuchung an sauren Extrakten aus Äpfeln ergab folgendes. Der farblose Extrakt wurde beim Erhitzen mit Salzsäure intensiv braunrot und gab dann an Amylalkohol tief braunroten Farbstoff ab, während die wäßrige Schicht braun gefärbt blieb. Auch hier läßt sich mit Hilfe einer vor dem Erhitzen vorgenommenen amylalkoholischen Ausschüttelung feststellen, daß diese braunrote Farbe eine Mischfarbe darstellt. Der farblose amylalkoholische Auszug aus frischen Extrakten gab beim Erhitzen mit Salzsäure sofort und ohne gelbe Übergangsfärbung ein blasses Violettrot, das sich im Lauf von 5 Minuten zu einem ziemlich intensiven reinen Violettrot verstärkte. Beim Stehenlassen der salzsauren amylalkoholischen Auszüge in Zimmertemperatur trat ebenfalls eine schwache Rotfärbung auf. Die mit Amylalkohol ausgewaschene wäßrige Schicht färbte sich beim Erhitzen mit Salzsäure tief braun.

Da auf diese Weise eine Trennung des roten Farbstoffs, bzw. seines Chromogens, von dem Chromogen des braunen Farbstoffs möglich war, ließ sich der Einfluß des Formaldehyds auf die Farbstoffbildung im einzelnen untersuchen. Der mit Amylalkohol sechsmal ausgewaschene frische Extrakt gab mit Salzsäure und etwas Formalin erhitzt in der Tat keine Braunfärbung wie ohne Formalinzusatz, sondern nur eine verschwindend geringe Rosafärbung, die wohl von Resten amylalkohollöslichen Chromogens herrührt und nach ca. 5—10 Minuten einer schwachen gelbbraunen Färbung und einer geringen Ausfällung hellbrauner Flocken Platz machte.

Es liegt demnach in diesem Resultat eine Bestätigung der

Vermutung von Tswett, daß das Formaldehyd bei der Entstehung des roten Farbstoffs nicht beteiligt ist, sondern die Oxydation von anderen Chromogenen zu braunen Farbstoffen hintanhält. Daß andere Reduktionsmittel versagen, mag daran liegen, daß diese zugleich auch das Chromogen des roten Farbstoffs oder diesen selbst alterieren.

Denn es zeigte sich, daß auch das Formaldehyd nicht ohne Einfluß auf den roten Farbstoff ist, eine Beobachtung, die gleichzeitig den Anlaß zu einer interessanten Feststellung an chemisch reinem Cyanidinchlorid gab.

Wird die amylalkoholische Ausschüttelung des frischen Äpfel-Extraktes mit Salzsäure und etwas Formol erhitzt, so färbt sich Lösung nur vorübergehend violett an, indem der Farbstoff rasch und quantitativ in rosavioletten Flocken ausfällt und der Amylalkohol wieder farblos wird. Diese Farbstoffmodifikation ist auch bei langem Erhitzen in Amylalkohol unlöslich, ebenso in kaltem und heißem Aethylalkohol und in Methylalkohol. Auch in 10 proz. Sodalösung sind die Farbstofflocken unlöslich, haben jedoch den Anthocyancharakter bewahrt, indem sie sich sofort blau färben; in Kalilauge färben sie sich grün und gehen teilweise grün in Lösung.

Da nun dieser aus Äpfeln gewonnene Farbstoff nach seinem ganzen Verhalten als ein Anthocyanidin betrachtet werden muß, war es von Wert, festzustellen, ob dieses Verhalten gegen Formaldehyd auch bei chemisch definierten Anthocyanidinen zu beobachten ist.

Reines Cyaninchlorid, das aus Blüten der Dahlienrasse »Night« nach der Vorschrift Willstätter's hergestellt worden war, wurde in 17 proz. Salzsäure hydrolysiert und die entstandene Cyanidinchloridlösung mit einigen Tropfen Formol weiter bei 100° gehalten. Der Farbton vertiefte sich rasch und nach 2—3 Minuten begann eine Ausfällung violettroter kleiner Flocken, die nach ca. 15 Minuten fast quantitativ war. Der abfiltrierte und mit Salzsäure gewaschene Niederschlag war sowohl in kaltem als in heißem Amylalkohol unlöslich, verhielt sich also wie der aus Äpfeln mit Formol dargestellte Farbstoff. Gegen Soda verhielt sich der Niederschlag verschieden je nach Zeitdauer der vorangegangenen Erhitzung mit Formol. Nach

10 Minuten Erhitzen lösten sich die Flocken in Sodalösung vollständig mit tief blauer Farbe, nach halbstündigem Erhitzen nur noch teilweise; die ungelösten Flocken wurden ebenfalls dunkelblau; in KOH lösten sich die Flocken in beiden Fällen mit grüner Farbe. Eine ohne Formol erhitzte Kontrollportion schied natürlich das schwer lösliche Cyanidinchlorid aus, jedoch weit langsamer, außerdem ging der Niederschlag beim Ausschütteln mit Amylalkohol quantitativ unter Auflösung in diesen über. Derselbe Effekt mit Formol wurde erzielt, wenn eine amylalkoholische Cyanidinchloridlösung über Salzsäure und Formol erhitzt wurde. Beim Erhitzen der salzsauren Cyanidinlösung ist ein Überschuß von Formol zu vermeiden, da schon geringer Überschuß die Ausfällung verhindert.

Worauf diese Veränderung des Cyanidins durch Formol beruht, ist Sache chemischer Untersuchung. Hier genügt die Feststellung, daß der aus Äpfeln in vitro erhältliche rote Farbstoff, sich sowohl in seinem Verhalten gegen Alkalien und Säuren, als auch in der Löslichkeit gegenüber Amylalkohol und ihrer eigentümlichen Alteration durch Formaldehyd wie ein Anthocyanidin verhält und das im Apfel vorhandene Chromogen offenbar als Anthocyanidinpseudobase anzusprechen ist.

Dasselbe Verhalten gegen Formaldehyd zeigten die amylalkohollöslichen Chromogene bzw. Farbstoffe sämtlicher in diesem Abschnitt besprochenen Pflanzen außer Weintrauben und Rose (vgl. folgendes), die nicht untersucht wurden, ferner der betreffende Farbstoff von Polygonum compactum.

Außer beim Apfel erhielt Tswett auf die oben beschriebene Weise anthocyanartige Farbstoffe aus andern Pflanzenorganen, z. B. den weißen Blütenblättern von Rosen und Cyclamen, ohne jedoch diese Stoffe näher untersucht zu haben.

Schon früher wurde erwähnt, daß Willstätter bei der Isolierung des Cyaninchlorids aus roten Rosen auf einen Farbstoff gestoßen ist, der sich in methylalkoholisch-salzsauren Auszügen erst beim Stehenlassen bildete und der von ihm nicht als mit Cyaninchlorid identisch angesehen wird.

Eigene Untersuchungen an Rosenblüten konnten wegen vorgeschrittener Jahreszeit nicht mehr in umfangreicher Weise vor-

genommen werden. Es wurden zwei blaßrote Rosensorten untersucht. Die hellroten sauren Extrakte gaben einen farblosen amylalkoholischen Auszug, der mit Salzsäure erhitzt nur schwach gelbrot wurde. Wurden die Extrakte so lange mit Amylalkohol gewaschen (5 mal), bis im Amylalkokol kein Chromogen mehr nachzuweisen war, so wurden sie beim Erhitzen mit Salzsäure dunkelgelb und gaben an Amylalkohol braunstichig-dunkelroten Farbstoff ab und zwar in weit größerer Menge, als sie dem ursprünglich vorhandenen Anthocyan entsprechen konnte. Es scheint hier ein Farbumschlag beim Zusatz des Amylalkohols einzutreten, da die dunkelgelbe Farbe des erhitzten Extrakts keine Mischfarbe zwischen Rot und etwa Hellgelb sein konnte. Das Chromogen dieses Farbstoffs wäre demnach als die Pseudobase eines (amylalkoholunlöslichen) Anthocyanglukosids anzusprechen, das sich im Gegensatz zu den bekannten Anthocyanglukosiden schwieriger zum Farbstoff isomerisiert, eine Annahme die auch Willstätter betreffs des von ihm in der Rose angetroffenen zweiten Farbstoffs macht, ohne jedoch seine Glukosidnatur festgestellt zu haben. Eine Umwandlung des Chromogens durch Stehenlassen der Extrakte mit Salzsäure ist jedoch in den beiden beschriebenen Fällen und auch bei einer dunkelroten Rose nicht gelungen.

Chromogene, die Farbstoffe der Anthocyangruppe liefern, scheinen bei den Rosaceen sehr verbreitet zu sein. Peche[1] hat mikrochemisch in Schnitten von grünen Rosen-Laubblättern durch rasches Erhitzen mit 20 proz. Kalilauge und Formol grünen Farbstoff erhalten, der beim Ansäuern in Rot umschlägt, und erzielte dieselbe Wirkung, nur unsicherer, durch Erhitzen mit Salzsäure und Formol. Wie die Wirkung von KOH auf diese Chromogene mit derjenigen von Salzsäure zusammenhängt, muß noch untersucht werden. Jedenfalls sprechen eigene Versuche, die mit grünen Blättern von Cydonia vulgaris angestellt wurden, dafür, daß die mit Salzsäure entstehenden Farbstoffe bei den Rosaceen-Laubblättern den andern beschriebenen aus Chromogenen in vitro erhaltenen Farbstoffen analog sind.

Die sauren, gelb gefärbten Extrakte aus grünen Quittenblättern geben einen gelblichen amylalkoholischen Auszug, der

[1]) Peche, Ber. bot. Ges. **31**, 1913. p. 462.

beim Erhitzen mit Salzsäure intensiv rot wird; beim Waschen mit Na-Acetat schlägt die Farbe in dunkelviolett um. Die mehrmals mit Amylalkohol gewaschene wäßrige Schicht wird beim Erhitzen mit Salzsäure intensiv gelb mit Trübung und gibt den gelben Stoff an Amylalkohol quantitativ unter vollkommener Auflösung ab. Wird die gelbe Lösung vor dem Erhitzen reduziert bei ca. 60°, so wird die farblos gewordene filtrierte Lösung beim Erhitzen hellrot und gibt den Farbstoff vollkommen an Amylalkokol mit rein roter Farbe ab.

Es liegt also auch hier wie bei Ampelopsis neben einer Anthocyanidinpseudobase ein Chromogen vor, das sich wie ein Anthocyanin verhält, indem es erst nach Erhitzen mit Säure an Amylalkohol (gelben) Farbstoff abgibt und als eine den Anthocyanen sehr nahe stehende Oxydationssufe aufzufassen ist, da sie beim Reduzieren und nachherigen Erhitzen roten Farbstoff liefert. Ganz junge Quittenblätter enthalten nur sehr wenig Chromogen.

Es ist natürlich nicht möglich, eine exakte Beweisführung für die hier vorgetragene Auffassung von dem chemischen Charakter der untersuchten Chromogene und der aus ihnen entstehenden Farbstoffe zu erbringen, so lange nicht eine Konstitutionsermittelung dieser Stoffe selbst vorgenommen wird. Immerhin sind die auf qualitativem Wege feststellbaren Analogien dieser Stoffe mit den chemisch bekannten Anthocyanen so weitgehend, daß zwischen beiden zum mindesten vom physiologischen Gesichtspunkt aus ein inniger Zusammenhang bestehen muß.

Jedoch muß noch auf eine Farbstoffgruppe hingewiesen werden, die wenigstens in ihrem Entstehen eine gewisse Ähnlichkeit mit den in vitro darstellbaren anthocyanartigen Stoffen zeigt, die Gruppe der Gerbstoffrote. Diese Stoffe entstehen aus einer Reihe von Gerbstoffen beim Erhitzen mit verdünnter Mineralsäure zumeist als rote Niederschläge, sind aber im Gegensatz zu den auf ähnliche Weise entstehenden anthocyanartigen Stoffen meist unlöslich in Alkohol und haben gegenüber Sodalösung, soweit sie darin überhaupt löslich sind, keinen Indikator-

charakter. Einen interessanten Ausnahmefall hat jedoch Rochleder[1] beschrieben.

Er erhitzte Roßkastaniengerbstoff in verdünnter Salzsäure; die Lösung färbte sich dunkelrot unter Abscheidung roter Flocken, die sich beim Abkühlen noch vermehren. Hierbei erhielt Rochleder zwei »Modifikationen« des roten Farbstoffs, eine alkohollösliche und eine alkoholunlösliche, wobei die lösliche Form überwog. Die alkohollösliche Form löste sich in Soda mit violetter Farbe; auf Zusatz von Salzsäure fiel die Substanz in hellroten Flocken wieder aus; Kalilauge löste mit smaragdgrüner Farbe. Die alkoholunlösliche Modifikation war in Soda und kalter Kalilauge unlöslich.

Diese Angaben waren die Veranlassung, Roßkastanienfrüchte mit der in dieser Arbeit angewandten Methode zu untersuchen. Grüne Kapselwände fast reifer Früchte lieferten mit 5 proz. Schwefelsäure zerrieben einen gelblichen Extrakt, der an Amylalkohol genau wie in den vorher beschriebenen Fällen ein Chromogen abgab, das beim Erhitzen mit Salzsäure sich in 3 Minuten in einen intensiv roten Farbstoff umwandelte. Mit Na-Acetat ausgeschüttelt wurde die amylalkoholische Lösung violettrot, ohne an die Acetatlösung Farbstoff abzugeben; in Sodalösung ging der Stoff mit blauvioletter, oft auch tief blauer Farbe quantitativ über; wurde die vom Amylalkohol abgeschiedene alkalische Schicht mit Salzsäure angesäuert, so wurde die Lösung wieder rot und setzte nach einigen Stunden rote Flocken ab. Wurde die neutralisierte amylalkoholische Lösung mit Amylalkohol verdünnt und einige Stunden stehen gelassen, so wurde die Lösung mißfarben und beim Erhitzen mit Salzsäure wieder rot. Auch die oben beschriebene Formaldehydreaktion gelang auf dieselbe Weise wie bei reinem Cyanidinchlorid usw. Der fünfmal mit Amylalkohol gewaschene wäßrige Extrakt wurde beim Erhitzen mit Salzsäure gelbbraun mit Trübung und gab den Farbstoff quantitativ an Amylalkohol ab. Eine Reduktion dieses Stoffes zu rotem Farbstoff vor der Erhitzung ist nicht gelungen.

Ebenso wie die Kapselwände verhielten sich auch die Schalen der noch nicht braun verfärbten Samen.

[1]) Rochleder, Sitzgs.-Ber. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., **54**, II. Abt. 1866. p. 607.

Es liegen also auch hier dieselben Verhältnisse vor wie in den vorher beschriebenen Fällen, ein Chromogen, das sich wie eine Anthocyanidinpseudobase verhält und ein Farbstoff, der sich in seiner Löslichkeit gegenüber Amylalkohol, gegen Alkalien und in der Isomerisationsfähigkeit wie ein Anthocyanidin verhält.

Diese Befunde leiten angesichts der Untersuchung von Rochleder zu der schon oft diskutierten Frage über, ob die Anthocyane aus Gerbstoffen entstehen. So oft diese Abstammung schon behauptet wurde (u. a. von Wigand[1], Pick[2]), so wenig ist sie bewiesen, da die chemische Konstitution der Gerbstoffe bis heute noch nicht, diejenige der Anthocyane erst neuerdings erschlossen worden ist. Einen Fortschritt in dieser Frage stellen die obenerwähnten Untersuchungen von Peche insofern dar, als der Verf. mikroskopisch feststellte, daß zur Bildung der anthocyanartigen Stoffe auf künstlichem Wege nur die eisengrünenden Gerbstoffe befähigt sind. Nun ist aber die Grünfärbung mit $FeCl_3$ nicht nur ein Merkmal einer Gerbstoffgruppe, sondern auch einer Reihe von Flavonderivaten, d. h. von den Substanzen, die bewiesenermaßen Anthocyane liefern können, so daß also die Feststellung Peche's im Gegenteil imstande ist, die Gerbstofftheorie zu entkräften. So ist auch der Befund Rochleder's am Roßkastaniengerbstoff, der übrigens von Rochleder nicht in Beziehung zur Anthocyanbildung gebracht wurde, kein Beweis für diese Theorie; denn bei dem Reichtum der Roßkastanie an Flavonderivaten wie Quercitrin u. a. kann sein Ausgangsmaterial an Gerbstoff leicht flavonartige Substanzen bzw. ihre Reduktionsprodukte mit enthalten haben.

Trotzdem ist nicht zu verkennen, daß die Anthocyane und Flavone mit den Gerbstoffen insofern Ähnlichkeit besitzen, als sie bei der Kalischmelze z. T. dieselben Stoffe liefern, Phloroglucin, Protokatechusäure u. a., eine Tatsache, die auch Dekker[3] bezüglich der Verwandtschaft der gelben Pflanzenfarbstoffe mit den Gerbstoffen betont. Freilich gibt die Kali-

[1]) Wigand, Bot. Ztg. **20**, 1862. p. 121.

[2]) Pick, Bot. Centralbl. **15**, 1883. p. 281, 314, 343.

[3]) Dekker, Die Gerbstoffe. Berlin. 1913. p. 378.

schmelze keinen Aufschluß über das etwaige Vorhandensein des Pyronkerns oder des Pyryliums in Gerbstoffen, d. h. eben der für Flavone bzw. Anthocyane typischen Komplexe; denn diese werden in der Kalischmelze zerstört. Jedenfalls würde sich die Frage der Entstehung der Anthocyane aus Gerbstoffen zurückführen auf die Frage der Entstehung der Flavone aus Gerbstoffen, seit Willstätter aus Quercetin durch Reduktion ein Anthocyan erhalten hat und in der Pflanze selbst gleichsinnige Prozesse (vom Verfasser bei Polygonum compactum und postmortal bei Paeonia) nachgewiesen werden konnten.

Zu einer anderen Betrachtungsweise führt die Berücksichtigung einiger physiologischer Tatsachen. Overton[1] fand, daß Zuckerdarreichung eine Anthocyanbildung zur Folge haben kann, Büsgen[2] fand dasselbe für die Gerbstoffbildung (nachgewiesen mit Hilfe des relativ zuverlässigen Kaliumbichromats als Reagens). Demnach könnten die Flavon-Anthocyan- und die Gerbstoffbildung als parallel verlaufende Prozesse aufgefaßt werden, die miteinander nichts gemein haben als die Bausteine, nämlich die aus Zucker entstehenden hydroxylierten aromatischen Verbindungen.

Zusammenfassung.

Die Arbeiten Willstätter's über die Chemie der Anthocyane liefern ein wertvolles Material für die Untersuchung des Anthocyanstoffwechsels mit Hilfe qualitativ chemischer Methoden. Unter diesem Gesichtspunkt sind besonders ff. Eigenschaften der Anthocyane hervorzuheben: Unlöslichkeit der Farbstoffglukoside (Anthocyanine) in Amylalkohol, soweit sie rhamnosefreie Diglukoside darstellen, Löslichkeit der zuckerfreien Farbstoffe (Anthocyanidine) in Amylalkohol; Isomerisierbarkeit zu farblosen Pseudobasen, die bei den Anthocyaninen sehr leicht, bei den Anthocyanidinen schwieriger vor sich geht, wie auch der umgekehrte Prozeß mit derselben Verschiedenheit verläuft; ferner Entstehung von Anthocyan aus Flavonol auf dem Weg der Reduktion.

[1]) Overton, l. c.

[2]) Büsgen, Jen. Zeitschr. f. Natwiss. 24, N. F. 17. 1889.

Untersuchungen an Polygonum compactum Hook.

In jungen roten wie in ausgewachsenen grünen Blättern findet sich im Frühjahr ein Chromogen, das sich wie eine Anthocyanidinpseudobase verhält. — In lebenden Pflanzen war Anthocyanidin bis jetzt nur in einigen Traubensorten von Willstätter aufgefunden worden. — In Polygonum kommt das Anthocyanidin nicht als Farbstoff, das Anthocyanin nicht als Pseudobase vor. Ferner ist in dieser Pflanze eine gelbe Oxydationsstufe des Anthocyanidins vorhanden.

Die Mengen des Anthocyanidins und seiner Oxydationsstufe sind wechselnd und stehen zueinander in reziprokem Verhältnis. Diese Schwankungen sind in erster Linie vom Licht abhängig, derart, daß offenbar durch photochemische und daher von der Temperatur unabhängige Reduktion aus der Oxydationsstufe der Farbstoff als Pseudobase gebildet wird, während im Dunkeln eine durch Wärmezufuhr beschleunigte Rückoxydation des Anthocyanidins zur Oxydationsstufe stattfindet. Hierbei macht sich der Einfluß von Licht und Dunkel schon in wenigen Stunden bemerkbar.

Es läßt sich also bei Polygonum compactum der bei der Anthocyanbildung schon oft konstatierte gegensinnige Einfluß von Licht und Wärme, wenigstens am zuckerfreien Farbstoff, in chemisch definierbare Prozesse zerlegen. Außerdem kann hier die in vitro schon öfters konstatierte und von Willstätter exakt bewiesene Entstehung von Anthocyanfarbstoffen durch Reduktion in der lebenden Pflanze nachgewiesen werden.

Im Sommer ist in den Blättern ein von dem Anthocyanidin des Frühjahrs leicht verschiedenes Anthocyanidin als Pseudobase nachweisbar, das in seiner Menge von Licht- und Temperatureinflüssen unabhängig ist.

Die bei der Entrötung der jungen Blätter sich abspielenden chemischen Vorgänge lassen sich mit Hilfe folgender Resultate erhellen:

In den roten (und auch in den grünen) Blättern ist ein Enzym vorhanden, das aus dem Anthocyanin das Anthocyanidin

abspaltet, wie sich bei der Autolyse unter Sauerstoffabschluß nachweisen läßt. Somit beruht das Verschwinden des Anthocyans im Frühjahr vermutlich auf einer fermentativen Hydrolyse des Anthocyanins und der Umwandlung des abgespaltenen Anthocyanidins in die farblose Pseudobase, die dann wohl den oben geschilderten Einflüssen von Licht und Temperatur ausgesetzt ist.

Jedoch ist die Anthocyaninhydrolyse nicht die einzige Ursache des Auftretens von Anthocyanidin und seiner Oxydationsstufe, da diese beiden Stoffe auch schon in ganz jungen Blättern vorhanden sind.

Autolyse bei Luftzutritt liefert Oxydationsprodukte der Farbstoffe, die nach nicht zu langer Sauerstoffeinwirkung teilweise zu Farbstoff reduziert werden können.

In den Frühjahrsblättern wurden noch zwei weitere Chromogene nachgewiesen, die beide dem Anthocyanin nahe zu stehen scheinen. Das eine liefert vermutlich durch Isomerisation roten, das andere durch Oxydation braunen Farbstoff.

Untersuchungen an verschiedenen Paeoniapflanzen.

In den vegetativen Organen verschiedener Paeonien wurde die Oxydationsstufe eines Anthocyanidins, jedoch kein Anthocyanidin selbst nachgewiesen. Das Auftreten dieses Stoffes geht unabhängig von Lichtverhältnissen im allgemeinen mit dem Vorkommen von Anthocyanin in der betreffenden Pflanze parallel. Dagegen kann in den Blüten neben der Oxydationsstufe auch Anthocyanidinpseudobase vorhanden sein, jedoch nur in geringen Mengen, die zur Anthocyaninbildung bei der Blütenentwicklung nicht in Beziehung stehen. In den gelben Blüten von Paeonia Wittmanniana stellt jedoch eine Anthocyanidin-Oxydationsstufe das färberische Prinzip der Blüte dar.

In jungen vegetativen roten und in herbstlichen Organen ist in großer Menge ein Chromogen vorhanden, das auf dem Weg postmortaler Reduktion und wohl gleichzeitig der Hydrolyse violetten oder roten Farbstoff der Anthocyangruppe liefert. In lebenden, in Stickstoffatmosphäre gehaltenen Blättern wird das Chromogen nicht in nachweisbarer Menge reduziert.

Untersuchungen über die Isomerisation der Anthocyanine.

Auch das Anthocyanin kann in der lebenden Pflanze als Pseudobase vorkommen, z. B. in Cobaeablüten; jedoch ist hier die Pseudobase in Anbetracht ihrer geringen Menge nicht als physiologische Vorstufe der Hauptmenge des später entstehenden Blütenfarbstoffs aufzufassen.

Untersuchungen an Chromogenen, die von anderen Autoren mit der Anthocyanbildung in Beziehung gebracht worden sind.

Die Befunde von Laborde, Combes usw. lassen sich unter Anwendung der auf der Chemie der Anthocyane begründeten Untersuchungsmethoden unter einheitliche Gesichtspunkte bringen und ergänzen. In Weintraubenbeeren, Ampelopsisblättern, Äpfeln, Cydoniablättern u. a. finden sich ebenfalls Chromogene, die sich wie eine Anthocyanidinpseudobase verhalten. In Ampelopsis und Cydonia findet sich außerdem eine vermutlich glukosidische Oxydationsstufe eines Anthocyans.

Zur Chemie der Anthocyane.

Anthocyanidin zeigt gegenüber Formaldehyd ein bisher unbekanntes Verhalten, indem es mit Salzsäure und wenig Formaldehyd erhitzt, die für Anthocyanidin typische Löslichkeit in Amylalkohol verliert. Diese Reaktion wurde bis jetzt mit reinem Cyanidinchlorid und mit dem künstlich aus Äpfeln, Cydonia-, Ampelopsisblättern usw. gewonnenen Farbstoff angestellt und liefert einen weiteren Beweis für die Zusammengehörigkeit der hier untersuchten Farbstoffe mit den exakt chemisch definierten Anthocyanen.

Straßburg i. E., September 1918.

Besprechungen.

Die Zellmembran und die Zellteilung von Closterium Nitzsch.

Eine Antwort auf die kritischen Bemerkungen Lütkemüllers.

Von C. van Wisselingh.

Bei der Sichtung des wissenschaftlichen Nachlasses des im August 1913 verstorbenen Desmidiaceenforschers Lütkemüller fand sich eine abgeschlossene Notiz über die Zellmembran und die Zellteilung von Closterium Nitzsch, die Herrn Prof. Adolf Pascher wichtig genug erschien, veröffentlicht zu werden. Sie ist in die Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, 35. Jahrg., Heft 3, 1917, pag. 311 aufgenommen worden und enthält sogenannte kritische Bemerkungen zu meiner Abhandlung: Über die Zellwand von Closterium (Zeitschr. f. Bot., 4. Jahrg., Heft 5, 1912, p. 337). Lütkemüller weist darauf hin, daß diese Abhandlung deshalb von Interesse sei, weil der Verfasser die Struktur der Zellwand und die Zellteilung von Closterium in wesentlichen Punkten anders darstelle, als die früheren Untersucher A. Fischer, P. Hauptfleisch und J. Lütkemüller.

In Kürze kommen die Behauptungen Lütkemüllers darauf hinaus, daß meine Vorstellungen falsch seien, daß ich mit mir selbst im Widerspruch sei, daß ich den Beweis für die Richtigkeit meiner Annahme nicht erbracht hätte, daß manche meiner Angaben einer strengeren Prüfung nicht standhielten, daß gewisse Einzelheiten der Membran mir entgangen seien und daß ich einer optischen Täuschung zum Opfer gefallen sei.

Würde ich auf die kritischen Bemerkungen Lütkemüllers nicht antworten, dann könnten andere Forscher vielleicht meinen, Lütkemüller habe meine Überzeugung ins Wanken gebracht. Dies ist aber keineswegs der Fall. Nach aufmerksamem Lesen der Notiz Lütkemüllers, nach nochmaligem Lesen meiner eignen Abhandlung und sorgfältiger Durchsicht meiner Notizen und meiner zahlreichen zugehörigen Zeichnungen, sind meine Ansichten in keiner Hinsicht auch nur im mindesten erschüttert worden. Aus diesem Grunde kann ich mich hier auf einige Bemerkungen zu Lütkemüllers Notiz beschränken.

Lütkemüller legt einem von ihm angestellten Versuch mit Jod und Schwefelsäure großen Wert bei. Dieser soll, nach seiner Auffassung,

den Beweis dafür liefern, daß meine Ansicht, nach welcher bei der älteren Zellhälfte mehr Schichten vorkommen als bei der jüngeren, unrichtig sei. Lütkemüller fand bei der älteren und bei der jüngeren Zellhälfte immer fünf Schichten. Hierzu will ich bemerken, daß Lütkemüller früher nur zwei Schichten bei der Membran von Closterium wahrgenommen hatte. Weiter bemerke ich, daß es bei der dünnen Membran der Closterien sehr schwierig ist, die Zahl der Schichten oder Lamellen zu bestimmen, namentlich deshalb, weil die Schichten oder Lamellen Modifikationen erleiden, eine Tatsache, welche Lütkemüller nicht berücksichtigt hat. Ich habe wiederholt sehr deutlich beobachten können, daß die ältere Zellhälfte mehr Schichten hat als die jüngere und die Stellen bestimmen können, wo die älteren Schichten aufhören. (Vgl. meine Figuren). Die einfache Beobachtung Lütkemüllers an getrocknetem Material und an einer Spezies, welche nicht von mir untersucht wurde, reicht überhaupt nicht aus, die Resultate eines langen und sorgfältigen Studiums an andern Spezies für falsch zu erklären.

Nach Lütkemüller bestände zwischen meiner Annahme einer kontinuierlichen inneren Membranschicht und meinen Ausführungen über die Zellteilung und die Entwicklung der Zellwand in der jüngeren Hälfte ein Widerspruch. Ich behaupte, daß dieser Widerspruch nicht besteht. Im Zusammenhang hiermit bemerke ich, daß ich auf Grund zahlreicher Beobachtungen annehme, daß die jüngere Schicht oder die jüngeren Schichten den ganzen Protoplast umschließen und sich nicht auf die jüngere Zellhälfte beschränken. Auf pagina 349 oben, 366 unten und 367 habe ich deutlich gesagt, daß die jüngere Schicht oder die jüngeren Schichten den ganzen Protoplast umgeben, und auch in meinen Zeichnungen habe ich deutlich angegeben, daß sie sich nicht auf die jüngere Zellhälfte beschränken.

Was Lütkemüllers Behauptung betrifft, nach welcher ich den Beweis für die Richtigkeit meiner Annahmen nicht erbracht hätte und nach welcher manche meiner Angaben einer strengeren Prüfung nicht standhielten, bemerke ich, daß ich es sehr bedaure, daß Lütkemüller dasjenige, was ich als Beweis angeführt habe, so wenig berücksichtigt hat und daß, so viel ich weiß, bis jetzt noch keine strengere Prüfung meiner Resultate stattgefunden hat.

Lütkemüller ist beharrlich bei seiner Meinung geblieben, daß die Membran aus einzelnen Stücken zusammengesetzt sei; zwar hat er seine frühere Ansicht später durch die Annahme einer nachträglichen Verwachsung modifiziert, aber dennoch ohne Bedenken an seiner Meinung festgehalten, daß die Membran anfangs aus einzelnen Stücken zusammengesetzt sei, trotzdem dies mit auf physiologischem Gebiet erhaltenen,

gut begründeten Resultaten im Widerstreit steht. Infolge des Turgors müßten die einzelnen Stücke doch sicherlich auseinander gerückt werden, auch müßten während der Behandlung mit Reagenzien, welche den Zellinhalt auflösen, sowie beim Erwärmen in Glyzerin bis auf 300° die älteren und die jüngeren Zellwandteile stets voneinander getrennt werden. Keins von beiden findet jedoch statt.

Nach Lütkemüller wären die Trennungslinien zwischen älteren und jüngeren Membranteilen mir entgangen. Ein Blick auf meine Zeichnungen genügt, um festzustellen, daß diese Behauptung nicht richtig ist. Betreffs des sehr dünnen cuticulaähnlichen Häutchens bemerke ich, daß ich durchaus nicht behauptet habe, daß es mit Lütkemüllers Aussenschicht oder Hüllhaut identisch sei.

Auch was ich über die Zeichnung auf der Membran geschrieben habe, hat Lütkemüller getadelt. Daß ich die Membran getüpfelt genannt habe, kann er nicht billigen, und meine Annahme, an bestimmten Stellen könnten die Tüpfel nachträglich verschwinden, hat Lütkemüller für unrichtig erklärt. Hierzu möchte ich nur dies bemerken: Wenn ich an bestimmten Stellen, wo früher Tüpfelung vorhanden war, später Unterbrechungen derselben beobachtete, dann bin ich, meiner Auffassung nach, berechtigt, auf das Verschwinden der Tüpfel zu schließen. Berücksichtigt man dabei die Modifikationen, welche die Membranen erleiden können, so wird meine Folgerung um so annehmbarer.

Im Zusammenhang mit der Tatsache, daß Lütkemüller nur getrocknetes Material untersuchte, bemerke ich schließlich, daß es beim Studium des Zellteilungsprozesses von Closterium, meiner Meinung nach, von großer Bedeutung ist, an erster Stelle genau festzustellen, was man am lebenden Objekt beobachten kann.

Büren, G. von, (1) Die schweizerischen Protomycetaceen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Entwicklungsgeschichte und Biologie.

Inauguraldiss. Bern 1915. 95 S. 7 Taf. Ersch. in »Beitr. zur Kryptogamenflora der Schweiz«. 5, H. 1.

—, (2) Beitrag zur Kenntnis des Mycels der Gattung Volkartia R. Maire (v. Büren).

Mitt. d. Naturf. Ges. Bern. 1916. 15 S. 1 Taf.

—, (3) Beitrag zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Protomyces inundatus Dangeard.

Mitt. d. Naturf. Ges. Bern. 1917. 24 S. 2 Taf.

Wenige Pilze haben wohl so viele phylogenetische Spekulationen über sich ergehen lassen müssen wie die Protomycetaceen. Der Grund hierfür liegt gewiß zum Teil in der bisher mangelhaften Kenntnis ihrer Entwicklungsgeschichte, die zu erweitern eine der Hauptaufgaben der vorliegenden verdienstvollen monographischen Bearbeitung (1) ist. Was zunächst die bestbekannte Gattung der Gruppe, Protomyces, anlangt, so konnte Verf. die älteren Angaben über den Entwicklungsgang von de Bary, Brefeld, B. Meyer, zum Teil auch die von Popta, welche den Pilz zum ersten Male zytologisch untersucht hat, bestätigen. Aus Verf.s Darstellung geht mit Sicherheit hervor, daß Mycelzellen und junge Dauersporen mehrkernig sind. In letzteren nimmt die Kernzahl im Laufe der Entwicklung beträchtlich zu; es müssen also Kernteilungen stattfinden, die aber nicht beobachtet werden konnten. Die bei der Keimung der Dauerspore auftretende Vakuolenbildung ist schon von Popta geschildert worden. Neu und von Popta übersehen ist die Angabe über Ausgliederung einkerniger Sporenmutterzellen im peripheren Plasma, aus denen dann durch Vierteilung (offenbar unter Reduktion der Chromosomenzahl) die Endosporen hervorgehen. Dieselben kopulieren bekanntlich alsbald nach ihrer Ausschleuderung paarweise. Ob hierbei Kerne überwandern und eventuell miteinander verschmelzen, konnte bisher nicht festgestellt werden. Fernere Untersuchungen werden demnach hauptsächlich noch zu entscheiden haben: wie verhalten sich die Kerne bei und nach der Endosporenkopulation; wo finden Kernverschmelzungen statt. Daß letztere anzunehmen sind, geht daraus hervor, daß die Sporenmutterzellen offenbar diploide Kerne, die Endosporen haploide enthalten. Verf. äußert die Vermutung, daß in den jungen Dauersporen Kernverschmelzung stattfindet. Dann würden sich also männliche und weibliche Kerne durch das ganze Mycel hindurch getrennt erhalten. Es ist klar, daß die sichere Entscheidung dieser Frage für die Beurteilung der systematischen Stellung des Pilzes, auf die unten eingegangen werden soll, von Bedeutung ist.

Die Entwicklungsgeschichte von Protomyces macrosporus und Pr. pachydermus verläuft in allen wesentlichen Punkten gleich. Der von Popta untersuchte Pr. Bellidis ist zu der von Magnus aufgestellten Gattung Protomycopsis zu stellen, da er mit Protomycopsis Leucanthemi Magn. die terminale Entstehung der Dauersporen (im Gegensatz zu der interkalaren bei Protomyces), die eigenartige Membranskulptur und das Ausbleiben der Endosporenkopulation gemein hat. Im übrigen verläuft, soweit die Beobachtungen des Verf.s reichen (die Kernverhältnisse im Mycel sind noch nicht untersucht worden) die Entwicklung hier ebenso wie bei Protomyces. Ref. möchte es nicht für ausge-

schlossen halten, daß unter bestimmten Bedingungen auch bei Protomycopsis die Kopulation der Endosporen erzielbar ist.

Zwei weitere, zu den Protomycetaceen zu stellende Gattungen (Taphridium Lagerh. et Juel und Volkartia Maire) werden in der Monographie (1) vom Verf. neu umgrenzt. Zu Taphridium werden die Formen gestellt, bei denen die Endosporen wandständig in der Dauerspore entstehen und wo das Endospor sich vermutlich wie bei Protomyces blasig ausstülpt. Als Volkartia bezeichnet Verf. die Formen, bei welchen die Endosporen im ganzen Zellraum der Dauerspore regellos gebildet werden und wo das Endosporium nach der Sporenbildung (also nicht vor derselben wie bei Protomyces) auswächst. Sonach wären Juels Taphridium umbelliferarum und Volkarts T. rhaeticum als Volkartia umbellif. und rhaetica zu bezeichnen. Verf. hat die Entwicklungsgeschichte von V. rhaetica und V. umbelliferarum untersucht und Juels Ergebnisse bestätigt. Die Lücken, die diese noch lassen, konnte Verf. bisher nicht ausfüllen.

Juels Taphridium algeriense würde diesen Namen beibehalten. Zur gleichen Gattung stellt Verf. mit Vorbehalt (1) noch den von Dangeard als Protomyces inundatus beschriebenen Pilz. Nachdem es ihm jedoch gelungen ist, sich infiziertes Material der Wirtspflanze Helosciadium (Apium) nodiflorum zu verschaffen und den Pilz in Kultur zu nehmen und zu untersuchen (3), hat sich ergeben, daß die Endosporenbildung verschieden erfolgen kann: entweder nach dem von Dangeard und Sappin-Trouffy angegebenen Modus, also im Innern der Chlamydospore, oder im austretenden Endosporium wie bei Pr. macrosporus. Ersteres ist der Fall bei Chlamydosporen, die in den tieferen Gewebeschichten der Wirtspflanze liegen, letzteres bei solchen, die sich an der Oberfläche der Schwielen befinden. Danach ist Verf. an der Berechtigung der Gattung Taphridium zweifelhaft geworden; er stellt den Dangeardschen Pilz zu Protomyces und hält es nicht für ausgeschlossen, daß auch bei Juels Taphridium algeriense beiderlei Keimungsmodi vorkommen.

Die Biologie der Protomycetaceen, namentlich der Gattung Protomyces, wurde besonders eingehend studiert. Die Dauersporen von Protomyces macrosporus müssen überwintern, ehe sie zur Keimung zu bringen sind, diejenigen von Pr. inundatus und Volkartia keimen sofort nach der Reife. Letzterer Pilz überwintert, indem das Mycel in den unterirdischen Teilen der Wirtspflanze perenniert und von hier aus in die im Frühling entstehenden Sprosse und Blätter hineinwächst (2). Anders verhält sich Pr. inundatus. Hier liegt kein perennierendes, die ganze Wirtspflanze durchdringendes Mycel vor, sondern es handelt sich um streng lokalisierte Infektionsstellen. Letztere finden sich auch im Perikarp (nie jedoch

im Samen). Gerade diese spielen nach den Versuchen des Verf.s (3) bei der Übertragung des Pilzes auf die Keimlinge die ausschlaggebende Rolle.

Aus zahlreichen Infektionsversuchen ergab sich, daß Protomyces viele biologische Arten umfaßt, die für bestimmte Wirtspflanzen spezialisiert sind. Protomyces macrosporus wurde auf folgenden Wirtspflanzen gesammelt: Aegopodium Podagraria, Heracleum Sphondylium, Chaerophyllum hirsutum, Laserpitium latifolium, Carum Carvi. Zu den Infektionsversuchen wurden noch eine Reihe anderer Umbelliferen herangezogen. Es zeigte sich u. a., daß von der Aegopodium befallenden Form die übrigen der oben genannten Pflanzen außer Carum Carvi nicht infiziert werden. Dagegen wurden mit einer Reihe anderer Umbelliferen, auf denen der Pilz in der Natur nicht vorkommt, positive Ergebnisse erzielt. Die Form von Heracleum Sphondylium ist nicht auf Aegopodium Podagraria und Chaerophyllum hirsutum übertragbar, die von Chaerophyllum hirsutum meidet Aegopodium und Heracleum ebenso die Form von Carum Carvi, mit der Chaerophyllum aureum, Daucus Carota und Torilis Anthriscus infiziert werden konnten. Bemerkenswert ist, daß Pastinaca sativa von den Formen auf Aegopodium, Heracleum und Carum (die anderen wurden noch nicht geprüft) befallen wird. Die Pflanze ist also ein »Sammelwirt«, der vielleicht die Rolle einer »bridging species« im Sinne Wards spielt.

Die Kompositen bewohnenden Protomycesarten sind anscheinend ebenfalls streng spezialisiert. Pr. Kreuthensis, der auf Aposeris foetida vorkommt, konnte auf keine andere Komposite übertragen werden. Das gleiche gilt von Pr. pachydermus (Wirt: Taraxacum officinale).

Was nun die systematische Stellung der Protomycetaceen anlangt, so stellt sie Verf. zu den Protascineen neben Dipodascus, den er für ihren nächsten Verwandten hält. Der aus der Dauerspore hervorgehende Schlauch soll also einem Ascus entsprechen, nicht einem Sporangium. »Nach unseren heutigen Begriffen verstehen wir unter dem Sporangium eine ganz haploide Fruchtform, in welcher durch Zerklüftung die Sporen entstehen (S. 73).« Dieser Satz soll sich wohl hauptsächlich auf Phycomycetensporangien beziehen, denn andere Sporangien wie z. B. das Farnsporangium sind bekanntlich nicht »ganz haploid«, sondern ursprünglich diploid und erst bei der Teilung der Sporenmutterzellen wird (wie bei Protomyces) die haploide Phase erzeugt. Daß der Keimschlauch (Endosporenbehälter) von Protomyces mit einem Phycomycetensporangium nicht homologisiert werden kann, darf auf Grund der zytologischen Befunde allerdings als sicher gelten. Auch insofern kann Ref. dem Verf. zustimmen, als er annimmt, daß der

Protomyceskeimschlauch einem Ascus jedenfalls nähersteht, als einem Phycomycetensporangium. Ob man aber daraus die Berechtigung ableiten darf, die Protomycetaceen direkt als Ascomyceten anzusprechen, erscheint doch zweifelhaft. Setzen wir die bisher nicht bewiesene (wenngleich vom Verf. für wahrscheinlich gehaltene) Annahme, daß in der Dauerspore Kernverschmelzungen stattfinden, als richtig voraus, so würde das gewiß für Einreihung der Protomyceten unter die Eumyceten sprechen, da dann das in dieser Gruppe sehr häufig auftretende charakteristische Getrenntbleiben und die der Kopulation vorausgehende Vermehrung der ♂ und ♀-Kerne anzunehmen wäre. Gerade diese Entwicklungsphase fehlt aber den Protascineen. Die Vielsporigkeit des Ascus von Dipodascus, die den Verf. offenbar mit veranlaßt hat, dessen nahe Beziehungen zu Protomyces anzunehmen, kann aber mit derjenigen von Protomyces nicht homologisiert werden, denn die Sporenkerne sind bei Dipodascus — wie nach Juels Untersuchungen wohl angenommen werden darf — alle auf einen, nämlich den sekundären Ascuskern zurückzuführen, bei Protomyces aber auf die Kerne der zahlreichen Sporenmutterzellen. Nun kommt freilich hinzu, und auch das mag mit Veranlassung zu der angenommenen Verwandtschaft gewesen sein, daß die Sexualzellen von Dipodascus von vornherein mehrkernig sind. Bei der Kopulation kommen also sicher zahlreiche ♂ und ♀-Kerne zusammen, es verschmelzen jedoch nur zwei. Insofern ist also der Charakter des echten Ascus gewahrt, als dessen wesentliches Merkmal auch Verf. die Verschmelzung eines[1] ♂ und ♀-Geschlechtskerns zu einem diploiden Kern ansieht, der dann sofort eine Reduktionsteilung erfährt (S. 73). Es erscheint nach Ansicht des Ref. kaum zweckmäßig, in die so einheitliche Ascomycetengruppe Formen aufzunehmen, die dieses wesentliche Merkmal nicht besitzen. Daß hier eine Schwierigkeit liegt, hat Verf. wohl herausgefühlt, wenn er sagt, nachdem er den Protomyceskeimschlauch mit einem Ascus verglichen hat: »Will man den Vergleich noch genauer durchführen, so wäre es wohl noch besser, die wandständigen Sporenmutterzellen mit einem einzelnen Ascus zu vergleichen und der ganze Schlauch würde dann als Synascus bezeichnet werden können (S. 73).« Ob dieser »Synascus« zu dem echten Ascus wirklich nähere phylogenetische Beziehungen hat, das ist doch sehr die Frage. Man könnte vielleicht daran denken, Dipodascus bilde insofern einen Übergang, als es eine Reduktionsbildung sei, bei der die Verschmelzung sämtlicher Sexualkerne und die Bildung zahlreicher Sporenmutterzellen verloren gegangen ist. Diese Konstruktion läßt aber außer acht, daß der Sexualapparat, der bei Dipodascus in Gestalt eines mehr-

[1]) Von mir gesperrt.

kernigen Antheridiums und Ascosgoniums ausgebildet ist, bei Protomyces fehlt. Verf. bemerkt zwar unter Hinweis auf die Ustilagineen, es sei gleichgültig, wo die Kerne, die später kopulieren, zusammengeführt werden. Nach Ansicht des Ref. ist es aber für die Beurteilung der Verwandtschaft nicht gleichgültig, ob morphologisch so scharf umschriebene Bildungen wie die Sexualorgane von Dipodascus ein Homologon haben oder nicht. Somit erscheint es vorläufig wohl am angebrachtesten, die Protomycetaceen ähnlich wie das schon Schröter getan hat, als Sondergruppe in die Klasse der Eumyceten neben Asco- und Basidiomyceten zu stellen. H. Kniep.

Barthel, Chr., Kulturen von Gärungsorganismen in sterilisierter Erde. (Mit 1 Tafel.)

Centralbl. f. Bakteriol., II. Abt., 1918. **48** 340.

Verf. führt den Nachweis, daß verschiedene Hefen, echte (Saccharomyces cerevisiae und ellipsoideus) wie nichtsporenbildende (Pseudosaccharomyces apiculatus, Torula), und andere sog. Gärungsorganismen (Oidium lactis, Monilia candida) in sterilisiertem „humus"-haltigen Boden (Gartenerde, Moorerde) lange Zeit sehr wohl gedeihen und sich vermehren, ohne irgendwie zu leiden. Erst bei einem 10 vom Hundert unterschreitenden Wassergehalt wird Wachstum und Vermehrung allmählich um so mehr gehemmt, je niedriger der Wassergehalt ist.

Damit wird wahrscheinlich, allerdings nicht bewiesen, daß der natürliche Boden, den Hansen zunächst wohl nur als Zufluchtsort ruhender Keime, und erst später als nur gelegentliche Brutstätte von Hefen auffaßte, eine regelmäßige und stete Wohnstätte für die Gärungsorganismen bildet, die dort dem Wettbewerb der anderen Bodenbewohner ausgesetzt sind.

Die Tafel bietet gleichsam als Beleg eine Anzahl von Mikrophotographien von Organismen aus den Bodenkulturen des Verf.

Behrens.

Neue Literatur.

Allgemeines.

Pringsheim, E., Die Pflanze als Bauwerk. (Naturwissenschaften. *1918.* **6,** 293 bis 295.)

Zelle.

Euler, H., Svanberg, O., und **Heintze, S.,** Quantitative Bestimmungen der enzymatischen Tätigkeit in lebenden Zellen. (Fermentforschung. *1918.* **2,** 194—200.)

Schürhoff, P. N., Die Drüsenzellen des Griffelkanals von Lilium Martagon. (Biolog. Zentralbl. *1918.* **38,** 189—196.)

Gewebe.

Jost, L., Die Griffelhaare der Campanulablüte. (Flora. *1918.* N. F. **11** u. **12,** Festschr. Stahl, 478—489.)

Küster, E., Über rhythmisches Dickenwachstum. (Ebenda. 621—640.)

Physiologie.

Arnd, Th., Über die Entstehungsweise salpeter- und salpetrigsaurer Salze in Moorböden. (Landw. Jahrb. *1918.* **51,** 297—328.)

Baule, B., Zu Mitscherlichs Gesetz der physiologischen Beziehungen. (Ebenda. 363—385.)

Biedermann, W., Mikrochemische Beobachtungen an den Blattzellen von Elodea. (Flora. *1918.* N. F. **11** u. **12,** Festschr. Stahl, 560—605.)

Bokorny, Th., Neuester Stand der Forschung über organische Pflanzenernährung. (Landw. Jahrb. *1918.* **51,** 141—173.)

Curtius, Th., und **Franzen, H.,** Über die chemischen Bestandteile grüner Pflanzen. 9. Mitt.: Über einige nicht flüchtige, in Wasser lösliche Bestandteile der Edelkastanienblätter. (Sitzgsber. d. Heidelberg. Akad. d. Wiss. math.-nat. Kl. *1918.* **7,** 18 S.)

Euler, H., Svanberg, O., und **Heintze, S.,** s. unter Zelle.

Ewert, R., s. unter Teratologie.

Hansen, W., Physiologische und pathologische Erscheinungen an unsern Kulturpflanzen. (Fühlings landw. Ztg. *1917.* 272—293.)

Jost, L., s. unter Gewebe.

Karsten, G., Über Kompaßpflanzen. (Flora. *1918.* N. F. **11** u. **12,** Festschr. Stahl, 48—59.)

Linsbauer, K., Über die Physiologie der Spaltöffnungen. (Naturwissenschaften. *1918.* **6,** 85—89, 97—101.)

Meyer, A., Eiweißstoffwechsel und Vergilbung der Laubblätter von Tropaeolum majus. (Flora. *1918.* N. F. **11** u. **12,** Festschr. Stahl, 85—127.)

Meyerhof, O., Untersuchungen zur Atmung getöteter Zellen. II. Mitt. Der Oxydationsvorgang in getöteter Hefe und Hefeextrakt. III. Mitt. Die Atmungserregung in gewaschener Azetonhefe und dem Ultrafiltrationsrückstand von Hefemazerationssaft. (Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. *1918.* **170,** 367—476.)

Mitscherlich, E. A., s. unter Angewandte Botanik.

Möbius, M., Über Orientierungsbewegungen von Knospen, Blüten und Früchten. (Flora. *1918.* N. F. **11** u. **12,** Festschr. Stahl, 396—417.)

Molisch, H., Über den mikrochemischen Nachweis und die Verbreitung gelöster Oxalate im Pflanzenreiche. (Flora. *1918.* N. F. **11** u. **12,** Festschr. Stahl, 40—50.)

Neger, F. W., Die Wegsamkeit der Laubblätter für Gase. (Ebenda. 128—151.)

Pringsheim, E. G., s. unter Cyanophyceen.

Rippel, A., Semipermeable Zellmembranen bei Pflanzen. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 202—218.)

Rodewald, H., »Der Vegetationsversuch«. (Ebenda. 199—202.)

Schmid, G., s. unter Cyanophyceen.

Sierp, H., s. unter Technik.

—, Die Orientierung der Blätter zum Licht bei Pflanzen mit gekreuzter Blattstellung. (Die Naturwissenschaften. *1917.* Heft 9. 14 S.)

Singer, G., s. unter Bakterien.

Ursprung, A., und **Gockel, A.,** Über Ionisierung der Luft durch Pflanzen. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 184—193.)

Fortpflanzung und Vererbung.

Baerthlein, K., Über bakterielle Variabilität, insbesondere sogenannte Bakterienmutationen. (Centralbl. f. Bakt., I. Abt. *1918.* **81,** 369—475.)

Correns, C., Die Konkurrenz der männlichen um die weiblichen Keimzellen und das Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter. (Naturwissenschaften. *1918.* **6,** 277—280.)
Goebel, K., s. unter Farnpflanzen.
Kießling, L., Über eine Mutation in einer reinen Linie von Hordeum distichum L. II. Mitt. Bastardierungsversuche. (Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. *1918.* **19,** 149—159.)
—, Einige besondere Fälle von chlorophylldefekten Gersten. (Ebenda. 160—176.)
Renner, O., Weitere Vererbungsstudien an Önotheren. (Flora. *1918.* N. F. **11** u. **12,** Festschr. Stahl, 641—667.)
Vries, H. de, Phylogenetische und gruppenweise Artbildung. (Ebenda. 208—226.)
—, Halbmutanten und Massenmutationen. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 193 bis 199.)
—, Kreuzungen von Oenothera Lamarckiana mut. velutina. (Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. *1918.* **19,** 1—38.)

Ökologie.

Becher, E., Über Ausnutzungsprinzip, Zweckmäßigkeit und fremddienliche Zweckmäßigkeit. (Naturwissenschaften. *1918.* **6,** 185—189.)
Benecke, W., Pflanzen und Nacktschnecken. (Flora. *1918.* N. F. **11** u. **12,** Festschr. Stahl, 450—477.)
Büsgen, M., s. unter Pilze.
Diels. L., Über Wurzelkork bei Pflanzen stark erwärmter Böden. (Flora. *1918.* N. F. **11** u. **12,** Festschr. Stahl, 490—502.)
Drude, O., Licht- und Wärmestrahlung als ökologische Standortsfaktoren. (Ebenda. 227—267.)
Haempel, O., Zur Kenntnis einiger Alpenseen, mit besonderer Berücksichtigung ihrer biologischen und Fischereiverhältnisse. (Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. *1918.* **8,** 225—306.)
Heikertinger, F., Das Scheinproblem von der »fremddienlichen Zweckmäßigkeit.« (Naturwissenschaften. *1918.* **6,** 281—285.)
Kirchner, O. von, Die Bestäubungseinrichtung von Isnardia palustris L. und ihrer Verwandten. (Flora. *1918.* N. F. **11** u. **12,** Festschr. Stahl, 317—326.)
Miehe, H., Anatomische Untersuchung der Pilzsymbiose bei Casuarina equisetifolia nebst einigen Bemerkungen über das Mikorrhizenproblem. (Ebenda. 431 bis 449.)
Reinke, J., Bemerkungen über Mannigfaltigkeit und Anpassungen. (Flora. *1918.* N. F. **11** u. **12,** Festschr. Stahl, 71—84.)

Myxomyceten.

Schinz, H., Myxogasteres (Myxomyceten, Mycetozoa). (Rabenhorsts Kryptogamenflora. Pilze. Abt. X. *1917.* Lief. 125, 257—320 und *1918.* Lief. 126, 321—384.)

Cyanophyceen.

Pringsheim, E. G., Zur Physiologie endophytischer Cyanophyceen. (Arch. f. Protistenk. *1917.* **38,** 126—130.)
Schmid, G., Zur Kenntnis der Oscillarienbewegung. (Flora. *1918.* N. F. **11** u. **12,** Festschr. Stahl, 327—379.)

Bakterien.

Baerthlein, R., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.
Jahresbericht über die Fortschritte in der Lehre von den pathogenenen Mikroorganismen, umfassend Bakterien, Pilze und Protozoen. Herausgegeben von P. von Baumgarten und W. Dibbelt. Jahrgang 27. 1911. Leipzig. *1917.* 1156 S.

Kolkwitz, R., Über die Schwefelbakterienflora des Soolgrabens bei Artern. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918*. **36**, 218—225.)
Singer, G., Die Schädigung der Bakterien durch die Gärung. (Arch. f. Hygiene. *1917*. **86**, 274—307.)

Pilze.

Bezssonof, N., Über die Bildung der Fruchtkörper des Penicillium glaucum in konzentrierten Zuckerlösungen. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918*. **36**, 225—229.)
Büsgen, M., Biologische Studien mit Botrytis cinerea. (Flora. *1918*. N. F. **11** u. **12**, Festschr. Stahl, 606—620.)
Dietel, P., Über einige neue oder bemerkenswerte Arten von Puccinia. (Ann. mycol. *1917*. **15**, 492—495.)
Höhnel, F. von, Fungi imperfecti. Beiträge zur Kenntnis derselben. (Hedwigia. *1918*. **60**, 129—176. [Fortsetzung von Hedw. **59**, p. 284.])
Jahresbericht s. unter Bakterien.
Klebahn, H., Peridermium Pini (Willd.) Kleb. und seine Übertragung von Kiefer zu Kiefer. (Flora. *1918*. N. F. **11** u. **12**, Festschr. Stahl. 194—207.)
—, Impfversuche mit Propfbastarden. (Ebenda. 418—436.)
—, s. unter Fortpflanzung und Vererbung.
Kupka, T., Reliquiae Opizianae. Eine Revision Opizscher Pilze auf Grund des Originalmaterials. (Österr. bot. Zeitschr. *1918*. **67**, 156—165.)
Sydow, H. u. **P.**, Novae fungorum species XV. (Ann. mycol. *1917*. **15**, 143 bis 165.)
Theissen, F., Über Tympanopsis und einige andere Gattungstypen. (Ebenda. 269—293.)
—, Synoptische Tafeln. (Ebenda. 389—491.)
Wartenweiler, A., Beiträge zur Kenntnis der Gattung Plasmopara. (Ann. mycol. *1917*. **15**, 495—497.)

Flechten.

Lettau, G., Schweizer Flechten. I. (Hedwigia. *1918*. **60**, 83—128.)
Sernander, R., s. unter Palaeophytologie.

Moose.

Schiffner, V., Hepaticae Baumgartnerianae dalmaticae. III. Ser. (Österr. bot. Zeitschr. *1918*. **67**, 147—156.)

Farnpflanzen.

Beck, G. von, Einige Bemerkungen über einheimische Farne. (Österr. bot. Zeitschr. *1918*. **67**, 113—123.) (Schluß.)
Giesenhagen, K., Über einen seltsamen Farn der Flora von Ceylon. (Flora. *1918*. N. F. **11** u. **12**, Festschr. Stahl, 294—316.)
Goebel, K., Zur Kenntnis der Zwergfarne. (Flora. *1918*. N. F. **11** u. **12**, Festschr. Stahl, 268—281)

Gymnospermen.

Kräusel, R., s. unter Palaeophytologie.

Angiospermen.

Karsten, G., Zur Phylogenie der Angiospermen. (Zeitschrf. f. Bot. *1918*. **10**, 369—389.)
Schneider, C., Weitere Beiträge zur Kenntnis der chinesischen Gattung Berberis. (Euberberis). Fortsetzung. (Österr. bot. Zeitschr. *1918*. **67**, 135—146.)

Pflanzengeographie. Floristik.

Focke, W. O., Die nordwestdeutsche Küstenflora. (Flora. *1918.* N. F. **11** u. **12,** Festschr. Stahl, 282—293.)

Lämmermayr. L., Bemerkenswerte neue Pflanzenstandorte aus Steiermark. (Österr. bot. Zeitschr. *1918.* **67,** 124—126.)

Schulz, A., Abstammung und Heimat des Rispenhafers und des Fahnenhafers (Avena diffusa Neilr. und A. orientalis Schreb.). (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 229—232.)

Palaeophytologie.

Eckardt, R., Was sagen Jahresringbildung und Jahresringlosigkeit des fossilen Baumwuchses über das Klima der geologischen Perioden? (Naturwissenschaften. *1918.* **6,** 114—116.)

Kräusel, R., Einige Bemerkungen zur Bestimmung fossiler Koniferenhölzer. (Österr. bot. Zeitschr. *1917.* **67,** 127—135.)

Sernander, R., Subfossile Flechten. (Flora. *1918.* N. F. **11** u. **12,** Festschr. Stahl, 703—724.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

Hansen, W., s. unter Physiologie.

Ewert, R., Die Ermittlung der in den Teerdämpfen enthaltenen pflanzenschädlichen Bestandteile und die Unterscheidung ihrer Wirkung von anderen akuten Rauchbeschädigungen der Pflanzen. (Landw. Jahrb. *1917.* **50,** 695—832.)

Angewandte Botanik.

Baule, B., s. unter Physiologie.

Heinze, B., Der Anbau der Ölbohne oder Sojabohne und seine Bedeutung für die deutsche Land- und Volkswirtschaft. (Landw. Jahrb. *1918.* **51,** 747—778.)

Mitscherlich, E. A., Ergebnisse von Vegetationsversuchen des Jahres 1916. (Ebenda. 473—487.)

Odén, S., Om Kalkningens inverkan på sur humusjord. (Über die Einwirkung des Kalks auf saure Humusböden.) (Medd. Statens Skogsförsöksanst. XIII—XIV, p. 1287—1301.)

Roß. H., Unsere wichtigeren wildwachsenden Heil-, Gewürz- und Teepflanzen. Beschreibung. Biologie, Sammeln und Anwenden. München. *1918.* Verl. Natur und Kultur. 128 S.

Technik.

Sierp, H., Über die Lichtquellen bei pflanzenphysiologischen Versuchen. (Biol. Centralbl. *1918.* **38,** 221—257.)

Verschiedenes.

Detmer, W., Ernst Stahl, seine Bedeutung als Botaniker und seine Stellung zu einigen Grundproblemen der Biologie. (Flora. *1918.* N. F. **11** u. **12,** Festschr. Stahl, 1—47.)

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.

Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa.

Von

Hermann Sierp.

Mit 16 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Die von Sachs (9) zuerst begründete und später oft betätigte Absicht, daß das Licht hemmend und die Dunkelheit fördernd auf das Wachstum wirke, hat durch neuere Untersuchungen eine gewisse Einschränkung erfahren müssen. Ungefähr gleichzeitig veröffentlichten Blaauw (2) und Vogt (14) in dieser Zeitschrift zwei Arbeiten, in denen untersucht wird, wie das Wachstum eines Pflanzenorgans, das bis dahin im Dunkeln stand, sich ändert, wenn es plötzlich einer bestimmten Lichtintensität ausgesetzt wird. In diesem Falle tritt die bisher beobachtete Hemmung keineswegs unmittelbar ein, sondern die erste Wirkung des Lichtes kann eine durchgreifende Beschleunigung des Wachstum sein. So findet Blaauw, dessen Untersuchungsobjekt der Sporangienträger von Phycomyces nitens war, daß ein im Dunkeln gewachsener Träger, wenn er plötzlich einer bestimmten Lichtmenge ausgesetzt wird, wenige Minuten nach Beginn der Beleuchtung das bis dahin gleichmäßige Wachstum ändert; es tritt eine Beschleunigung ein, die zu einem Maximum der Wachstumsgeschwindigkeit führt, um von da an wieder zu fallen und zwar unter den vor der Belichtung festgestellten Wert. Nach einiger Zeit ist dann der Normalwert wieder erreicht. Bei den verschiedenen Lichtintensitäten verlaufen die einzelnen Wachstumskurven im Prinzip alle gleich, nur sind die Ausschläge und die Zeitwerte etwas verschieden.

Vogt, der die gleichen Untersuchungen mit der Koleoptile von Avena sativa ausgeführt hat, faßt am Schluß seiner Arbeit seine Ergebnisse folgendermaßen zusammen: »Wird die im Dunkeln erwachsene Koleoptile von Avena sativa plötzlich beleuchtet, so erfolgt einige Zeit nach Beginn der Lichtwirkung eine Verminderung der Wachstumsgeschwindigkeit, die rasch in eine meist sehr viel stärker und länger anhaltende Wachstumssteigerung übergeht. Die Dauer dieser Förderung des Wachstums durch das Licht nimmt mit wirkender Lichtintensität ständig zu. Erst wenn sie vorüber ist, tritt die bekannte Wachstumshemmung ein, der es zuzuschreiben ist, daß belichtete Koleoptilen um so kürzer bleiben, je größer die angewandte Lichtmenge war« (S. 270). Also auch bei der Koleoptile von Avena sativa liegt eine »Lichtwachstumsreaktion« oder wie Blaauw sagt, eine »Photowachstumsreaktion« vor, die, abgesehen von der nach der Belichtung eintretenden Wachstumsverminderung, der von Blaauw für Phycomyces nitens festgestellten Reaktion gleicht.

In einer späteren Abhandlung hat Blaauw (3) die gleichen Wirkungen auf das Wachstum des hypokotilen Gliedes von Helianthus globosus untersucht. Auch bei diesem Organ ist eine Lichtwachstumsreaktion vorhanden, die aber hier gerade umgekehrt verläuft wie bei Phycomyces. Die erste Wirkung des Lichtes besteht, wie bei der Koleoptile von Avena sativa, in einer Wachstumsverminderung, auf die eine Wachstumsbeschleunigung folgt, die aber nur den ursprünglichen Wachstumswert wiederherstellt.

Zu erwähnen ist ferner eine Arbeit von Jakobi (5), die vor den eben genannten Arbeiten von Blaauw und Vogt erschienen war, und die ebenfalls den Einfluß einer bestimmten Lichtmenge auf das Längenwachstum verschiedener Keimlinge (Bohnen, Weizen, Senf) untersucht. Verfasserin ließ Beleuchtungsstärken von 100—0,55 M.-K. verschieden lang (12 Stunden bis 15 Sekunden) täglich zu bestimmter Zeit auf die Keimlinge wirken und stellte die Zuwachsgrößen alle 24 Stunden fest. Bei 2 Stunden Belichtung trat nach Übertragung ins Finstere eine Retardierung des Längenwachstums der Keimlinge ein. Jedoch gilt dies nur bei einer Beleuchtung von 100—25 M.-K.

Wurde dagegen die Beleuchtungsstärke weiter verringert, so wurde im Vergleich zu der konstant verdunkelten Pflanze eine Wachstumsbeschleunigung gefunden. Blieb sie konstant 100 M.-K., wurde aber die Einwirkungsdauer von 12 Stunden bis 15 Sekunden variiert, so trat bis zu einer bestimmten Zeitgrenze (1—2 Minuten) wieder Retardierung ein. Geringere Belichtungszeit hat dagegen wieder eine Wachstumsbeschleunigung zur Folge.

In zwei weiteren kleinen Mitteilungen untersucht Jakobi (6 u. 7) noch den Einfluß monochromatischen Lichts auf das Längenwachstum. In diesem kommt sie zu dem Ergebnis, daß farbiges Licht (rot, grün, blau) ungefähr die gleichen Wirkungen wie weißes Licht hat. Allerdings sind die Angaben vorerst noch so kurz gefaßt, daß man mit ihnen nur wenig anzufangen weiß.

Man würde Unrecht tun, würde man nicht auch bei dieser Gelegenheit einer weiteren Arbeit gedenken, die bereits in die Zeiten zurückgeht, als Sachs seine bekannten Untersuchungen über das Längenwachtum ausführte. Ich meine die Arbeit von Stebler (13), in der das Wachstum der Blätter untersucht und dabei mit aller Deutlichkeit ausgesprochen wurde, daß die erste Wirkung des Lichts in einer Beschleunigung des Wachstums beruhen kann. Gleich zu Anfang bespricht Stebler die Resultate Prantls (8), eines Schülers Sachs, der das gleiche Problem behandelt hatte, dabei aber nur einen retardierenden Einfluß des Lichts gefunden hatte. Die von Prantl gemachte Beobachtung, daß, wenn künstlich verdunkelte Pflanzen beleuchtet werden, das Maximum, das dann regelmäßig festgestellt wird, immer im Licht und nie in der Zeit der Dunkelheit eintritt, glaubt Stebler nicht allein durch einen retardierenden Einfluß des Lichts erklären zu können. Die tägliche Periode ist wie er wörtlich sagt, »eine Funktion des Lichtes, das tägliche Maximum tritt deutlich als eine Funktion des Lichtes hervor und ist keine Funktion der Dunkelheit. Das Licht kann somit das Wachstum auch fördern« (S. 5).

Die Untersuchungen, über die ich hier berichten will, wurden ausschließlich mit dem Objekt gemacht, mit dem auch Vogt gearbeitet hat, mit der Koleoptile von Avena sativa. Für

diese sind nach den Feststellungen Vogts größere Lichtmengen nötig, um die Lichtwachstumsreaktion hervorzurufen, sie trat erst ein, wenn eine Lichtmenge von 2880 M.-K.-S. wirkte[1], während der Sporangtienträger von Phycomyces nitens die Reaktion bereits bei einer Lichtmenge von 1 M.-K.-S. deutlich erkennen ließ. Allerdings war bei den Versuchen Blaauws und Vogts die Art und Weise, wie das Licht zugeführt wurde, eine ganz verschiedene. Vogt ließ nämlich einfach das Licht senkrecht von oben einfallen, während Blaauw eine Anzahl von Spiegeln um den Sporangienträger aufstellte, die mit der Vertikalen einen Winkel von 45° bildeten.

In diesen hier vorliegenden Untersuchungen habe ich die Frage nach dem Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von einer anderen Seite zu fassen versucht. Wir wissen ja aus den bekannten Untersuchungen von Sachs, daß das Wachstum der Pflanzenorgane kein gleichmäßiges ist. Zumeist verläuft es erst langsam, wird dann größer und größer, erreicht ein Maximum, um von da an wieder abzunehmen und schließlich ganz zu verlöschen. Diese sogenannte große Periode, die bei den meisten wachsenden Pflanzenorganen angetroffen wird, finden wir auch bei der Koleoptile von Avena sativa, und zwar tritt sie im Dunkeln sowohl als auch im Licht ein, wie dies von Vogt bereits durch eine Anzahl Versuche festgestellt ist. Ich verweise auf seine S. 199 zusammengestellte Tabelle, in der diese Versuche übersichtlich dargestellt sind. In den einzelnen Versuchen wurde eine »Dunkelkultur« mit einer »Lichtkultur« verglichen, die bei einer bestimmten Beleuchtung (5, 25, 100 und 1000 M.-K.) aufgewachsen war. Diese Tabelle sagt aber weiter, worauf auch Vogt hinweist, daß Licht von verschiedener Intensität auf das Wachstum der Pflanzen in ganz verschiedener Weise einwirkt. Der Wachstumsverlauf, die große Periode also, wird eine andere nach Ausdehnung und Größe bei verschiedenen Intensitäten.

[1]) Leider sind die absoluten Werte über die Lichtquellen nicht näher präzisiert worden, so daß wir nicht mit Sicherheit sagen können, ob die von ihm angegebenen Lichtmengen wirklich immer zur Anwendung gekommen sind. Wie notwendig genaue Angaben über die Lichtquellen sind, habe ich an anderer Stelle (11) auseinandergesetzt.

Je höher die zur Anwendung kommende Lichtintensität war, um so früher trat das Maximum ein, um so tiefer lag der Wert dieses und um so früher wurde das Wachstum der Koleoptile vollendet. Es dürfte für unsere Kenntnisse der Frage nach dem Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Pflanze nicht unwichtig sein, die von Blaauw und Vogt begonnenen Untersuchungen in der Richtung zu erweitern, daß der Einfluß des Lichts auf den gesamten Wachstumsverlauf, auf die große Periode also, weiter studiert wird. Vogt vermochte bei seinen in dieser Hinsicht nur orientierenden Untersuchungen die »Lichtkultur« nur jeweils mit der zugehörenden »Dunkelkultur« zu vergleichen, da die verschiedenen Lichtkulturen unter wechselnden Bedingungen erzogen waren. Die erste Frage, die ich mir stellte, ging deshalb darauf aus, zu erfahren, ob sich nicht weitere Gesetzmäßigkeiten ergeben, wenn man die unter sonst gleichen Bedingungen erzogenen Lichtkulturen, die bei verschiedenen Beleuchtungsstärken aufgewachsen sind, untereinander vergleicht. Als ich nun einmal wußte, wie die große Periode bei den verschiedenen Beleuchtungsintensitäten verlief, ging ich weiter dazu über, zu fragen, was geschieht, wenn eine bis zu einem bestimmten Zeitpunkt konstante Beleuchtung in eine andere geändert wird. Es ist da ein Doppeltes möglich, einmal kann diese in eine solche von höherer Stärke, dann in eine solche von geringerer übergeführt werden.

Doch bevor ich zu diesen Untersuchungen übergehe, muß ich das Notwendigste sagen, wie diese ausgeführt worden sind.

Versuchsanordnung.

Will man den Einfluß eines Außenfaktors, in unserem Falle des Lichts, auf das Wachstum untersuchen, so müssen wir dafür sorgen, daß die anderen in Betracht kommenden Faktoren während des Versuches möglichst konstant sind. Diese Bedingung dürfte bei der großen Zahl der in Betracht kommenden Faktoren nicht so leicht zu erfüllen sein, besonders wenn sie, wie in unserm Falle, über eine längere Versuchszeit hin konstant bleiben müssen. Wie dies zu erreichen versucht wurde, sollen die nächsten Ausführungen zeigen.

1. Versuchsraum, seine Durchlüftung, Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse.

Die hier mitgeteilten Untersuchungen wurden zum allergrößten Teil in einem großen Kellerraum ausgeführt, dessen Grundfläche eine Ausdehnung von 8 × 8 1/2 m hatte und dessen Höhe 2 3/4 m war.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, Herrn Professor Dr. Paschen für seine große Liebenswürdigkeit, mir die Möglichkeit zur Ausführung dieser Arbeit durch Überlassung dieses Kellerraumes zu geben, meinen ganz besonderen Dank abzustatten.

In dem einen der beiden sonst gegen einfallende Lichtstrahlen gut abgeschlossenen Fenster war ein Ventilator angebracht, der für die Erneuerung der Luft zu sorgen hatte. Um die kreisrunde Öffnung, in die der Ventilator hineinpaßte, gegen das Licht abzuschließen, wurde zunächst eine Blechkappe nach Art der bekannten Lichtfänger auf den Zylindern der photographischen Dunkellampen benutzt. Da die Fenster wie immer bei Kellerräumen hoch oben angebracht sind, wurden bei dieser Einrichtung die obersten Luftschichten durch den Ventilator abgezogen. Diese Anordnung bewährte sich nun nicht. Das bei diesen Versuchen immer beobachtete Auswachsen des Internodiums, das meistens ein Schrägwachsen der Koleoptile zur Folge hat, wurde nicht in befriedigender Weise beseitigt. Besser wurde dieses, als die obere Verdunkelungskappe durch eine andere ersetzt wurde, die ein langes bis zur Erde reichendes, 30 cm weites Rohr besaß, so daß nunmehr die unteren, die schädliche Kohlensäure haltigenden Luftschichten abgezogen wurden. Die Schädlichkeit dieser Luftschichten hat auch R. Stoppel (12) bei ihren letzten Untersuchungen beobachtet. Ganz neuerdings hat M. de Vries (15) Untersuchungen über das Auswachsen des Hypokotyls bei den Keimlingen von Avena angestellt und gefunden, daß in der Tat das »Unreinwerden« der Luft, insbesondere der CO_2-Gehalt dieser als Ursache für das Auswachsen in Betracht kommt, was mit meinen Erfahrungen in bester Übereinstimmung steht.

Es braucht wohl kaum gesagt werden, daß auch die Zugänge zu dem Raum gut verdunkelt waren. Der Zugang,

durch welchen dieser betreten wurde, war außer durch eine Tür, innen noch einmal durch einen schwarzen Vorhang abgeschlossen. Zudem waren die Pflanzen hinter einem in der Mitte des Kellerraumes sich befindenden Pfeiler aufgestellt, so daß etwaige noch durch die Tür beim Betreten einfallende Lichtstrahlen die Versuchspflanzen nicht erreichen konnten.

Von einer Heizvorrichtung, um die Temperatur des Raumes auf einer bestimmten Höhe zu erhalten, wurde ganz Abstand genommen. Ich nahm den Raum so, wie er war, und wählte mir die Zeit zu meinen Versuchen aus, wo er mir die Bedingungen gab, die ich gebrauchen konnte. Im Winter wurde er durch eine durch ihn hindurchgehende Röhre etwas erwärmt. Um eine Übersicht über die Temperaturverhältnisse in dem Kellerraum zu bekommen, gebe ich die folgende Zusammenstellung hier wieder, in der einige in den einzelnen Monaten des Jahres gemessene Temperaturen wiedergegeben sind:

Januar 14,0—14,6.
Februar 13,8—14,6.
März 13,6—14,4.
Mai 15,2—16,0.
Juni 16,2—17,3.
Juli 17,3—17,9.
August 17,9—18,5.
September 17,4—17,8.
Oktober 16,8—17,5.
November 16,0—16,5.
Dezember 15,0—15,5.

Wir sehen, daß die Temperatur vom März bis zum August (es handelt sich bei diesen Zahlen um das Jahr 1916) langsam zunimmt, um dann wieder zu sinken. Am geeignetesten sind nach der Zusammenstellung die Monate Juni—November. Hier herrscht eine Temperatur, bei der die Koleoptilen ein recht lebhaftes Wachstum zeigen und zudem schwankt sie in dieser verhältnismäßig langen Zeit nur um $2^1/_2{}^0$. Die meisten der hier wiedergegebenen Versuche wurden in den Sommermonaten Juni, Juli, August und September der beiden Jahre 1916 und 1917 gemacht. Die beiden Monate Oktober und November

wurden weniger bevorzugt, weil in diesen beiden Monaten, wie wir gleich sehen werden, die Feuchtigkeit gegenüber den Sommermonaten bereits recht verschieden war.

Von der Feuchtigkeit gilt ähnliches wie von der Temperatur. Auch diese ändert sich im Laufe des Jahres ganz regelmäßig. Jm Winter, wenn es draußen kalt ist, steigt die feuchtere wärmere Luft noch oben, der Raum wird trockener, im Sommer ist es dagegen umgekehrt. Abgelesen wurde die Feuchtigkeit mit einem Sausurschen Haarhygrometer, das neben einer Skala mit 100 gleichen Teilen, also »Feuchtigkeitsgraden« eine solche hatte, welche es gestattete, unmittelbar die relative Feuchtigkeit in Prozenten abzulesen. Um letztere handelt es sich, wenn in dieser Arbeit die Feuchtigkeit mittels Zahlen angegeben ist. In der folgenden Zusammenstellung sind einige in den einzelnen Monaten des Jahres 1916[1] gemessene Werte der Feuchtigkeit zusammengetragen:

Januar 20—35.
Februar 18—32.
März 27—45.
Mai 48—54.
Juni 50—59.
Juli 50—58.
August 55—68.
September 48—58.
Oktober 38—48.
November 38—45.
Dezember 36—37.

Diese Zahlen mit den der Temperaturen zusammen ergeben, daß die Monate Juni bis September am geeignetesten sind. In den beiden Monaten Oktober und November, in denen eine noch sehr brauchbare Temperatur herrschte, war die Feuchtigkeit bereits so vermindert, daß sie zum Versuch nicht gut geeignet waren und darum auch weniger benutzt worden sind. Allerdings konnte ich mich nicht auf diese günstigsten Monate allein beschränken, weil sonst diese Versuche sich über mehrere Jahre ausgedehnt hätten. Ich muß also auch gelegentlich einen Versuch mit hereinziehen, der in einem anderen Monat als dem

[1]) Im Jahre 1917 waren die Zahlen etwas höher.

eben genannten gemacht worden ist. Um aber über die Temperatur und Feuchtigkeitsverhältnisse, wie sie bei den einzelnen Versuchen herrschten, unterrichtet zu sein, habe ich in den Versuchstabellen die bei den Ablesungen aufgezeichnete Temperatur und Feuchtigkeit nach Möglichkeit mitnotiert.

2. Saatgut und Aufstellung der Versuchspflanzen.

Als Saatgut wurde eine bereits im Jahre 1913 von Haage und Schmidt bezogene Hafersorte verwendet. Diese erwies sich als die geeignetste. Vorversuche mit anderem Saatgut zeigten nicht die gleichen günstigen Ergebnisse, die Samen keimten nicht so gleichmäßig und das Wachstum der Keimlinge war oft recht verschieden.

Natürlich machten sich auch bei diesem Saatgut die individuellen Schwankungen recht unliebsam bemerkbar. Um ihnen einigermaßen zu begegnen, wurden immer aus einer größeren Anzucht, zumeist 30—40 Pflanzen, 10 ausgewählt und gleichzeitig beobachtet. Dieses gleichzeitige Beobachten mehrerer Pflanzen bringt aber notwendig den Nachteil mit sich, daß nunmehr die Lichtquelle nicht mehr genau senkrecht von oben gegeben werden konnte, die Lichtstrahlen werden mit den Versuchspflanzen einen bestimmten Winkel bilden müssen.

In unseren Versuchen waren die 10 Pflanzen in der Peripherie einer kreisrunden Glasplatte aufgestellt, die ihrerseits wieder auf der horizontalen Scheibe eines Klinostaten aufgeklebt war. Der Durchmesser der Glasplatte betrug 20 cm. Die Entfernung der Lichtquelle von den Objekten war zumeist 1 m. Hieraus berechnet sich leicht, daß der Winkel, den die Koleoptilen, wenn sie senkrecht stehen, mit den Lichtstrahlen bilden, $5^0\ 42'$ beträgt, also ein recht kleiner Winkel ist. War es nötig, aus irgendeinem Grunde die Lichtquelle näher an die Versuchsobjekte heranzubringen, so wurden entsprechend weniger Pflanzen verwandt. Der obige Winkel wurde also möglichst beizubehalten versucht.

Die Pflanzen waren nicht in Erde eingepflanzt, wie man dies immer getan hat, wenn man derartige Versuche ausgeführt hat. Ich benutzte kleine Gläschen von 10 cm Höhe mit weiter Öffnung, die ungefähr 1 cm hoch mit Nährlösung gefüllt waren.

In diese kleinen Gefäße wurde ein Glasstreifen schräg hineingestellt, der der Länge nach ringsum mit Fließpapier umwickelt war. Oben in dieses Fließpapier wurde in einer hergestellten kleinen Öffnung je ein entspelzter Same hineingesteckt, und zwar so, daß die Seite, die den Embryo trägt, nach außen liegt. Die Herstellung dieser Öffnung und auch das Hineinstecken des Samens muß mit einiger Sorgfalt geschehen, damit der sich entwickelnde Keimling an dem Fließpapier kein Hindernis findet. Diese Versuchsanordnung hatte manche Vorteile. Einmal wurden die Keimlinge so immer in einer gewissen Lage gemessen, zudem war die Nährmenge, die der Pflanze zur Verfügung stand, immer die gleiche und, was das Wichtigste ist, die Pflanzen brauchten während des ganzen Versuches nicht begossen zu werden. Wie ein Begießen das Ergebnis beeinträchtigen kann, dürften die beiden folgenden Versuche, die aus einer gewissen Anzahl von Versuchen herausgegriffen werden mögen, deutlich lehren:

Versuch I. Versuchspflanze: Lepidium sativum. Das näher verfolgte hypokotyle Glied befindet sich im aufsteigenden Ast der großen Periode. Die Pflanze ist in Gartenerde eingepflanzt und steht im Dunkeln. Sie ist 4 Tage nicht mehr begossen. Der Pfeil gibt den Zeitpunkt des kräftigen, aber vorsichtigen Gießens der Pflanze an.

Tabelle 1.

Zeit	1^{5} ——————— 5^{33}, —5^{38}, —5^{43}, —5^{48}, ↓ —5^{53},
Zuwachs . .	durchschnittlich in 5 Min. 0,5 0,5 0,6 0,5 1,8
Zeit	—5^{58}, —6^{3}, —6^{8}, —6^{13}, —6^{18}, —6^{23}, —6^{28}, —6^{33}, —6^{38},
Zuwachs . .	1,4 1,0 0,9 0,7 0,6 0,5 0,6 0,4 0,3
Zeit	—6^{13}, —6^{48}, —6^{53}, ——————— 8^{13}, ———————
Zuwachs . .	0,3 0,3 0,3, durchschn. in 5 Min. 0,4 durchschn. in
Zeit	——— 9^{28}, ——————— 9^{55}, ———————
Zuwachs . .	5 Min. 0,5 durchschn. in 5 Min. 0,45, durchschn. in 5 Min.
Zeit	—12^{5}, ——————— 2^{30}, ——————— 4^{50}
Zuwachs . .	0,5 durchschn. in 5 Min. 0,6 durchschn. in 5 Min. 0,7 Teilstr. (Leitz: Ok. II. Obj. 1).

Versuch II. Versuchspflanze die gleiche. Auch hier wird das hypokotyle Glied gemessen. Die Pflanze ist 4 Tage nicht begossen:

Tabelle 2.

Zeit	11^{43} ———		——— 12^{8},	———			——— 2^{28},	—2^{33},	
Zuwachs . .	durchschn.	in 5 Min.	1,3	durchschn.		in 5 Min.	1,7	1,35	
Zeit	—2^{38},	—2^{43},	—2^{48},	—2^{53},	↓ —2^{54},	—2^{55},	—3^{0},	—3^{5},	—3^{10},
Zuwachs . .	1,9	1,1	1,7	1,2	2,9	—1,5(!)	3,3	4,0	3,3
Zeit	—3^{15},	—3^{20},	—3^{25},	—3^{30},	—3^{35},	—3^{40},	—3^{45},	—3^{50},	—3^{55},
Zuwachs . .	1,9	1,8	0,5	0,2	0,7	0,6	0,6	0,4	0,6
Zeit	—4^{0},	—4^{5},	—4^{10},	—4^{15},	—4^{20},	—4^{25},	—4^{30},	—4^{35},	—4^{40},
Zuwachs . .	0,4	0,5	0,2	1,0	1,0	1,7	2,0	1,4	1,8
Zeit	———		——— 5^{15},	———		——— 6^{25},	———		
Zuwachs . .	durchschn. in 5 Min.		2,0	durchschn. in 5 Min.		2,5	durchschn.		
Zeit	——— 8^{10},								
Zuwachs . .	in 5 Min.	2,7	Teilstr. (Leitz Ok. II. Obj. I).						

Im ersten Versuch beobachten wir gleich nach dem Begießen ein sehr energisches Emporschnellen und auf dieses eine Abnahme der Zuwachswerte. Im zweiten Versuch wurde auch das Verhalten in den beiden ersten Minuten mitbeobachtet. In der ersten Minute nach dem Begießen schnellte die Spitze des Keimlings herauf, um dann in der folgenden Minute um 1,5 Teilstriche unter den in der ersten Minute abgelesenen Wert herabzugehen, erst dann trat eine starke Beschleunigung ein, die nach 10 Minuten ihren größten Wert erreichte, um dann in derselben Weise wie im ersten Versuch wieder zu sinken. Diese Unregelmäßigkeit in dem zweiten Versuch direkt nach dem Begießen ist sicherlich durch eine physikalische Veränderung des Bodens durch das Wasser hervorgerufen. Das dem Maximum folgende Sinken führt nicht gleich wieder zu dem vor dem Begießen festgestellten Wert, sondern in beiden Versuchen hält das Sinken an und führt zu einem Minimum, um von da an wieder auf den ursprünglichen Wert heraufzusteigen. Im ersten Versuch erstreckt sich die Reaktion auf eine viel längere Zeit als im zweiten.

Was die Ursache dieses Unterschiedes ist, habe ich noch nicht weiter untersucht. Die zweite Pflanze befand sich viel näher an dem Maximum der großen Periode, wie ich durch weiteres Verfolgen des Wachstums feststellte, was übrigens auch der große Unterschied in der Größe der Zahlen in den beiden Versuchen gleich zeigt. Ob dieser verschiedene Entwicklungsgrad als die Ursache dieses Unterschiedes anzusehen ist, vermag ich, da noch keine weiteren Untersuchungen darüber gemacht wurden, nicht zu sagen. Ebenso ist nach diesen Versuchen auch nicht anzugeben, ob in diesem Falle eine der »Lichtwachstumsreaktion« entsprechende »Wasserwachstumsreaktion« vorliegt, oder ob der Vorgang durch physikalische Veränderungen in der Pflanze zu erklären ist. Mir kam es vorläufig allein darauf an, zu zeigen, daß man ein Begießen der Pflanzen während eines Versuches besser unterläßt, was durch die oben geschilderte Versuchsanordnung vollkommen erreicht wird.

Es seien noch einige Worte über das Keimen der Samen und den Beginn der Beobachtung des Wachstums der Koleoptile gesagt. Die entspelzten Samen wurden, wenn nichts anderes gesagt ist, immer zu derselben Tageszeit, nachmittags 5 Uhr, in das feuchte Fließpapier der oben beschriebenen Kulturgefäße gesteckt. Dieses gleichzeitige Auslegen der Samen bezweckte, die Beobachtung bei allen Versuchen möglichst zu der gleichen Zeit anfangen zu können. Bei der Temperatur, wie ich sie in meinem Kellerraum hatte, vergingen vom Auslegen bis zum Beginn der Messung der Koleoptile 9—10 Halbtage. Im normalen Falle konnte die Beobachtung im Laufe des 10. Halbtages begonnen werden. An diesem Tage hatten die Koleoptilen eine Länge erreicht, daß die Spitze über dem Glasstreifen hinüberschaute und gemessen werden konnte. Zumeist waren sie nunmehr 1 cm groß. Zu jedem Versuch wurde eine weit größere Anzahl (für gewöhnlich 30—40) Samen, als später gebraucht wurden, ausgelegt und gleich in den oben beschriebenen Kellerraum gebracht. Sie standen dann 5 Halbtage im Dunkeln. Am Anfang des 6. wurden aus der größeren Zahl die 10 am geeignetesten erscheinenden ausgewählt und zum Versuch fertig auf der Peripherie der erwähnten Glasscheibe aufgestellt.

Das Licht hat auf die Keimung der Avenasamen nach meinen daraufhin angestellten Untersuchungen keinen Einfluß (vgl. auch die Ausführungen von Atwood (1)).

3. Die Lichtquellen.

Die geringe Höhe des Raumes gestattete es nicht, eine Lichtquelle zu nehmen und diese in verschiedener Entfernung vom Objekt aufzuhängen. Dies ging auch schon deshalb nicht, weil ich mit einer größeren Anzahl von Keimlingen gleichzeitig arbeitete. Bei verschieden großer Entfernung von den Versuchspflanzen wäre der Winkel, den die Lichtstrahlen mit den Keimlingen bildeten, ein verschiedener gewesen. Ich war also gezwungen, Lampen von verschiedener Lichtstärke zu benutzen. Zu den meisten Versuchen wurden Osramlampen mit langgestrecktem Leuchtkörper, zur Erlangung der höheren Intensitäten eine gasgefüllte Halbwattlampe (Osram-Azo) benützt.

Daß die auf den Birnen angegebene Kerzenstärke nicht als Maß für die Lichtstärke angesehen werden kann, habe ich an anderer Stelle (11) auseinandergesetzt. Ich habe dort gezeigt, daß die Lichtverteilung einer Lichtquelle nach den verschiedenen Seiten des Raumes, bei den verschiedenen in den Handel kommenden Lampen, ja bei Lampen ein und desselben Fabrikates, recht verschieden ist, daß die Angaben der auf den Lampen angegebenen Kerzenzahl uns deshalb nicht ein Bild der zur Anwendung kommenden Lichtintensität geben, da diese in der verschiedensten Weise vorgenommen werden. In meinen hier mitgeteilten Versuchen waren die Lampen zumeist mit Schirm versehen. Diese sind bei gewöhnlichen Osramlampen unerläßlich. Bei diesen Lampen liegt die maximalste Lichtstärke in der Horizontalebene der Lampe, die minimalste aber direkt senkrecht unter der Lampe, also gerade an der Stelle, wo in unseren Versuchen das meiste Licht der Lampe gewünscht wird. Nur durch geeignete Reflektoren kann man diese Mängel in etwa ausgleichen. Will man die bei den einzelnen Versuchen benutzte Lichtintensität angeben, so bleibt uns nichts anderes übrig, als zu photometrieren. Alle photometrischen Messungen wurden dabei mit dem Weberschen Photometer ausführt. Die Lampen wurden immer von Zeit zu Zeit neu gemessen und gerichtet,

so daß ein wesentlicher Fehler in den Angaben nicht entstanden sein dürfte. In der vorliegenden Arbeit wurde nur der Einfluß des weißen Lichtes von verschiedener Intensität untersucht. Über die farbige Zusammensetzung der von mir benutzten Lichtquellen verweise ich auf die an anderer Stelle (11) von mir gemachten Ausführungen.

Die größte Anzahl der im folgenden mitgeteilten Versuche wurde in dem eben beschriebenen Kellerraum in der angegebenen Weise vorgenommen. Ich muß indes später (Abschnitt IV) noch einige andere Versuche wiedergeben, wo die Konstanz der Außenbedingungen in anderer Weise gewonnen wurde. Ich werde an der betreffenden Stelle auf die dort angewandte Versuchsanordnung näher eingehen.

I. Abschnitt.

Das Wachstum der Koleoptile bei gleichbleibender Beleuchtung von bestimmter Stärke.

Es wurde der Wachstumsverlauf bei 5 Beleuchtungsstärken genauer verfolgt: 1. im Dunkeln, 2. bei schwachem roten Licht, 3. bei 16, 4. bei 500 und 5. bei 4000 M.-K. Der Versuch mit schwachem roten Licht wurde gemacht, weil das Wachstum im Dunkeln nur verhältnismäßig kurze Zeit beobachtet werden konnte. Es traten hier meist sehr bald starke Nutationen auf, die bei der angewandten Methode ein weiteres Verfolgen zwecklos machten. Bei schwachem roten Licht war dies besser. Die rote Lampe wurde also hauptsächlich aus dem Grunde gewählt, um eine möglichst geringe Lichtintensität zu bekommen. Beim Wachstum in der Dunkelheit mußte natürlich zum Zwecke der Ablesung, wenn auch nur kurze Zeit, rotes Licht brennen. Ich drehte gleichzeitig zwei solcher Birnen an, eine am Horizontalmikroskop, um die Ablesung an der gleich zu erwähnenden Millimetereinteilung dieses zu ermöglichen, und eine andere, um das Gesichtsfeld des Mikroskopes zu erleuchten. Alle überflüssigen Lichtstrahlen wurden dabei durch Schirme von den

Pflanzen abgehalten. Die zu dem Versuch mit rotem Licht benutzte Lampe war mit 16 Kerzen ausgezeichnet. Diese Zahl entsprach aber einer Lampe, deren Glas durchsichtig klar und nicht gefärbt war. Die Beleuchtungsstärke unter der Lampe war so gering, daß sie mit dem Weberschen Photometer nicht bestimmt werden konnte, also sicherlich weit weniger als 1 M.-K. betrug. Zu den Versuchen, wo eine Beleuchtung von 16 und 500 M.-K. zur Anwendung kam, wurden Osramlampen, die mit 16 und 620 Kerzen ausgezeichnet waren, benutzt. Die Beleuchtungsstärke dieser mit gut reflektierenden Schirmen versehenen Lampen wurde an der Stelle, an der die Versuchspflanzen aufgestellt waren, mit 15,8, resp. 496,4 M.-K., also rund 16, resp. 500 M.-K. bestimmt. Um die hohe Beleuchtungsstärke von 4000 M.-K. herzustellen, wurde eine 1000-kerzige Osram-Azo-Lampe in einer Entfernung von 41 cm senkrecht über den Versuchspflanzen aufgehängt. Bei dieser Entfernung wurde die Beleuchtung mittels des Photometers ungefähr mit 4000 M.-K. festgestellt. In diesem letzten Falle war es, da die Lampe zu nahe an die Versuchsobjekte herangebracht war, nicht möglich, wie gewöhnlich 10 Pflanzen zu benutzen. Um den gleichen Winkel zu bekommen, den die senkrechten Koleoptilen mit den Lichtstrahlen in den anderen Versuchen bildeten, mußte ich mich mit 5 Pflanzen begnügen.

Die hier gewählten Beleuchtungsstärken liegen, was ihre Größe angeht, zum Teil recht weit auseinander. Die Versuchsanordnung indes, die, wie wir hörten, im Höchstfalle nur 10 Keimlinge gleichzeitig zu beobachten gestattete, machten eine feinere Abstufung dieser zwecklos.

Das Ablesen des Zuwachses in einem bestimmten Zeitintervall geschah in der Weise, daß der Tubus, der durch eine seitlich am Horizontalmikroskop angebrachte Schraube gehoben und gesenkt werden konnte, zu Anfang und Ende des Zeitintervalls auf einen bestimmten Teilstrich im Mikroskop (zumeist 50) eingestellt wurde. An einer mit Nonius versehener Millimetereinteilung konnte die Differenz dann ermittelt werden. Da aus leicht einzusehenden Gründen die Zeitintervalle nicht alle gleich gewählt werden konnten, wurde nicht diese Differenz in die Tabelle eingetragen, sondern aus ihr der durchschnittliche

Zuwachs in einer Minute, »die Wachstumsgeschwindigkeit« bestimmt. Diesen Wert in μ geben die nächsten Tabellen wieder.

Es wurde oben ausgeführt, daß die zum Versuch benutzten Pflanzen aus einer größeren Anzahl Keimlingen ausgewählt seien. Diese Auswahl verfolgte den Zweck, den individuellen Schwankungen zu begegnen. Da aber diese zu früh vorgenommen werden mußte, wurde so die Schwierigkeit nur teilweise behoben. Unter den zumeist benutzten 10 Pflanzen gab es immer, wenn normalerweise die Messung beginnen sollte, den einen oder anderen Nachzügler. Oft auch lagen die Verhältnisse so, daß ein Keimling sich ganz normal entwickelte, dann aber plötzlich, zumeist aus irgendeinem unbekannten Grunde, in seinem Wachstum gehemmt wurde. Würde man solche Pflanzen im Durchschnittswert berücksichtigen, so würde bei der geringen in Betracht kommenden Zahl von Keimlingen oft ein ganz falsches Bild gegeben. Es war also notwendig, nach ganz bestimmten Grundsätzen eine Auswahl der Keimlinge vorzunehmen. Ich gebe darum hier eine Tabelle (Tab. 3) zunächst vollständig wieder, die das Gesagte in genügender Weise erläutern kann. Es handelt sich bei ihr um den zweiten Versuch, wo also die Pflanzen unter einer ständigen Beleuchtung von schwachem roten Licht standen.

In diesem Versuch konnte die Pflanze 9 und 10 nicht berücksichtigt werden; Pflanze 9 deshalb nicht, weil sie am ersten Halbtage, wo normalerweise die Messung beginnen sollte, noch nicht so weit entwickelt war, daß diese vorgenommen werden konnte. Wie solche Pflanzen den Durchschnittswert beeinträchtigen können, zeigt besonders deutlich der Vergleich der Werte des 7.—9. Halbtages mit den entsprechenden sich normal verhaltenden Pflanzen 1—8. Die Koleoptile der Pflanze 10 wuchs anfänglich ganz gleichmäßig, blieb aber vom 5ten Halbtage an ganz wesentlich im Wachstum zurück, so daß sie von diesem Halbtage an, wenn sie im Durchschnittswert aufgenommen wäre, diesen offenbar ganz erheblich herabgedrückt hätte. Bei sämtlichen Versuchen, die im folgenden mitgeteilt werden, wurde eine solche Auswahl der Keimlinge vorgenommen. Ich verzichte darauf, die vollständigen Protokolle hier wiederzugeben und begnüge mich damit, im Anhang von jedem

Tabelle 3.

	Zeit-intervall	Größe des Zeitintervalls in Min.	Wachstumsgeschwindigkeit											Tem-peratur	Feuch-tigkeit
			Pflanze										Durchschnitt		
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1—8		
1. Halbtag	$12^{5}-2^{50}$	160	4,8	4,0	3,2	4,7	4,9	5,9	5,9	5,3	—	5,0	**4,8**	16,2	54
	$2^{50}-4^{30}$	100	6,3	4,8	3,8	5,3	4,2	6,4	6,3	5,3	—	5,3	**5,3**	16,2	54
	$4^{30}-6^{30}$	120	4,3	5,2	4,4	5,0	4,2	4,2	7,7	5,9	—	6,8	**5,1**	16,3	55
	$6^{30}-8^{20}$	110	6,7	6,0	5,8	5,8	5,1	6,8	7,4	5,9	—	6,8	**6,2**	16,3	55
	$8^{20}-9^{40}$	80	6,9	6,5	5,5	7,2	5,5	9,5	7,5	9,5	—	6,7	**7,3**	16,2	55
2. Halbtag (Nacht)	9^{40}p-8^{20}a	640	8,5	7,7	6,8	7,2	6,7	8,8	8,7	8,2	4,5	7,6	**7,8**	16,2	54
3. „	$8^{20}-10^{0}$	100	7,5	9,4	10,5	9,4	5,7	8,0	9,4	8,6	4,6	7,6	**8,6**	16,2	54
	$10^{0}-12^{20}$	140	7,3	8,0	7,2	8,0	8,0	9,4	6,5	11,3	4,4	9,5	**8,2**	16,2	54
	$12^{20}-2^{10}$	110	9,3	10,3	9,4	10,3	7,9	14,1	8,5	7,5	4,7	9,3	**8,4**	16,3	55
	$2^{10}-4^{0}$	110	10,2	9,3	9,3	8,5	6,8	11,9	8,4	9,3	4,3	10,7	**9,2**	16,3	55
	$4^{0}-6^{0}$	120	11,6	12,7	10,2	9,3	8,4	11,0	9,3	11,8	6,7	9,1	**10,5**	16,3	55
	$6^{0}-7^{50}$	110	11,0	11,0	12,8	8,7	6,4	11,0	9,2	9,2	6,0	7,3	**10,0**	16,4	53
	$7^{50}-10^{10}$	140	12,5	10,1	10,1	11,0	7,8	13,0	11,5	11,5	6,8	8,6	**10,9**	16,4	53
4. „ (Nacht)	10^{10}p-8^{0}a	590	12,1	11,1	10,4	8,9	8,9	10,1	12,8	9,7	7,5	8,9	**10,5**	16,4	54
5.	$8^{0}-10^{0}$	120	7,0	14,3	11,8	13,5	11,8	13,5	15,1	14,4	8,0	7,6	**11,8**	16,4	54
	$10^{0}-11^{50}$	110	13,0	14,3	7,6	15,1	12,4	16,1	17,1	11,3	7,1	7,5	**13,4**	16,3	55
	$11^{50}-1^{10}$	110	6,1	12,2	13,8	15,5	8,6	11,2	12,7	14,7	7,8	5,2	**11,9**	16,3	55
	$1^{10}-3^{0}$	180	20,3	14,1	11,6	8,7	8,7	11,6	12,8	13,2	8,6	5,8	**12,6**	16,3	55
	$3^{0}-5^{0}$	120	12,8	13,8	11,6	12,1	7,2	17,6	9,8	16,1	7,3	8,1	**13,0**	16,3	55

Tabelle 3. (Fortsetzung.)

	Zeitintervall	Größe des Zeitintervalls in Min.	Wachstumsgeschwindigkeit Pflanze 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Durchschnitt 1—8	Temperatur	Feuchtigkeit
5. Halbtag	$5^{0}-6^{20}$	80	17,3	14,6	18,1	11,0	12,2	17,1	14,6	19,3	8,5	8,4	**15,5**	16,3	55
	$6^{20}-7^{50}$	90	17,3	21,6	10,2	12,4	13,4	15,4	13,3	20,8	6,5	8,3	**15,6**	16,4	55
	$7^{50}-9^{30}$	100	16,3	11,8	23,9	16,1	7,5	15,0	18,4	12,9	8,7	8,6	**15,2**	16,4	56
6. „ (Nacht)	$9^{30}p-10^{10}a$	760	16,9	17,2	16,5	15,4	11,7	13,4	11,5	12,5	12,5	6,6	**14,4**	16,3	55
7. „	$10^{10}-11^{50}$	100	16,2	8,3	16,7	17,7	2,3	9,3	6,2	5,2	15,6	5,7	**10,4**	16,3	55
	$11^{50}-1^{10}$	80	16,7	9,6	12,6	12,6	9,4	13,8	9,6	6,9	12,3	5,3	**10,2**	16,3	55
	$1^{10}-3^{10}$	120	14,1	5,7	8,2	8,2	9,1	8,3	3,3	5,8	12,3	6,8	**7,8**	16,4	54
	$3^{10}-4^{50}$	100	14,6	7,4	8,3	5,6	9,2	4,6	1,8	4,6	8,4	4,0	**7,0**	16,4	54
	$4^{50}-6^{20}$	90	9,4	4,8	6,0	5,9	4,8	4,8	1,2	2,4	10,8	4,2	**4,9**	16,4	55
	$6^{20}-8^{0}$	100	5,5	4,4	7,7	7,7	6,6	3,3	1,1	2,2	11,2	5,5	**4,8**	16,4	55
	$8^{0}-9^{30}$	90	6,1	3,1	3,1	3,0	5,2	1,0	—	1,0	15,3	4,2	**3,2**	16,3	56
8. „ (Nacht)	$9^{30}p-8a^{10}a$	640	3,0	1,6	1,2	1,0	3,3	0,5	—	0,4	12,7	3,7	**1,5**	16,2	55
9. „	$8^{10}-12^{20}$	250	—	0,8	—	—	2,3	—	—	—	10,0	3,0	**1,5**	16,5	54
	$12^{20}-2^{50}$	150	—	—	—	—	0,7	—	—	—	9,4	3,4	**0,7**	16,5	51

Versuch ein abgekürztes Protokoll, eine Tabelle zu geben, die nur die halbtägige durchschnittliche Wachstumsgeschwindigkeit enthält. Aus diesen Zahlen läßt sich zumeist das, was man etwa zur Kontrolle der hier verzeichneten Zahlen braucht, entnehmen. Auch über die jeweils bei den Versuchen herrschenden Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse unterrichten sie in genügender Weise. Die Schwankungen an den einzelnen Halbtagen erwiesen sich, wie dies ja die Tabelle 3 zeigt, als recht gering. Die Tabellen 1—5 im Anhang geben so die fünf ersten Versuche wieder, dabei ist die Tabelle 2 das Protokoll des oben im einzelnen wiedergegebenen Versuches (Tab. 3, Text).

Die in der durch die Tabelle 3 charakterisierten Weise gewonnenen Durchschnittswerte der fünf ersten Versuche sind in der nächsten Tabelle 4 übersichtlich zusammengestellt. Die Zeitintervalle konnten in den einzelnen Versuchen nicht immer gleich gewählt werden. Der Einfachheit halber wurden diese in der Tabelle 4 für alle Versuche gleich gesetzt. Die hier angeführten Zahlen geben also nicht immer ganz genau die für diesen Zeitabschnitt geltende Wachstumsgeschwindigkeit. Um auch die genaueren Intervalle zu haben und vor allem, um die ermittelten Zahlen besser übersehen zu können, habe ich in der Abb. 1 die Durchschnittswerte bis zur Erreichung des Maximums mit den wirklich für sie geltenden Zeitwerten in Kurven aufgezeichnet. Auf der Abszisse wurden die Zeiten abgetragen. Um das Bild deutlicher zu machen, sind dann nicht die zu diesen Zeitintervallen gehörenden Wachstumswerte in Form einer zur Abszisse parallelen Linie eingezeichnet, was ein treppenförmiges Kurvenbild ergeben haben würde, sondern es wurde auf der zum Endpunkt der einzelnen Zeitintervalle gehörenden Ordinaten jedesmal der für dieses geltende Wert aufgetragen und diese Punkte miteinander verbunden.

Um auch die Durchschnittswerte der halbtäglichen Wachstumsgeschwindigkeit (s. die Tab. 1—5 im Anhang) besser übersehen zu können, wurden auch diese in einer übersichtlichen Tabelle (Tab. 5, Text) zusammengestellt.

Sehen wir uns nun einmal die Ergebnisse dieser Versuche an. Wir wollen dabei von der letzten Tabelle 5 ausgehen.

Tabelle 4.

	Zeit	Versuch 1	2	3	4	5
		dunkel	schwaches rotes Licht	16 M.-K.	500 M.-K.	4000M.-K.
1. Halbtag . .	8—10	—	—	—	6,1	5,5
	10—12	—	—	4,5	6,3	6,8
	12—2	—	4,8	4,8	6,1	7,3
	2—4	3,8	5,3	5,4	5,9	7,9
	4—6	4,3	5,1	6,1	7,2	8,4
	6—8	4,3	6,2	6,2	7,6	8,3
	8—10	5,0	7,3	7,0	6,8	9,3
2. Halbtag . . (Nacht)	10p—8a	6,3	7,8	8,1	8,7	9,3
3. Halbtag . .	8—10	7,7	8,6	8,9	8,7	6,5
	10—12	6,7	8,2	9,3	10,5	} 4,5
	10—2	8,5	8,4	9,2	10,5	
	2—4	9,3	9,2	9,4	10,4	2,7
	4—6	8,6	10,5	10,7	11,0	0,8
	6—8	9,0	10,0	11,1	10,4	
	8—10	} 9,5	10,9	11,3	10,6	
4. Halbtag . . (Nacht)	10p—8a		10,5	12,7	9,1	
5. Halbtag. .	8—10	12,5	11,4	12,7	9,4	
	10—12	nicht	13,4	12,0	9,2	
	12—2	weiter	11,9	12,1	8,3	
	2—4	beobacht.	12,6	13,2	8,2	
	4—6		13,0	12,1	6,4	
	6—8		15,6	12,7	7,7	
	8—10		15,2	11,2	5,8	
6. Halbtag . . (Nacht)	10p—8a		14,2	10,0	2,6	
7. Halbtag . .	8—10		10,4	8,4	0,8	
	10—12		10,2	7,2	0,7	
	12—2		7,8	8,1	1,2	
	2—4		7,0	5,6	0,2	
	4—6		4,9	5,1	1,0	
	6—8		4,8	4,2	0,3	
	8—10		3,2	3,6		

Tabelle 4. (Fortsetzung).

	Zeit	Versuch				
		1	2	3	4	5
		dunkel	schwaches rotes Licht	16 M.-K.	500 M.-K.	4000 M.-K.
8. Halbtag . . (Nacht)	10p—8a		1,5	1,8		
9. Halbtag . .	8—10		1,5			
	10—12		1,0			
	12—2		0,7			

Abb. 1.

Tabelle 5.

	Versuch				
	1	2	3	4	5
Beleuchtungsstärke	dunkel	schwaches rotes Licht	16 M.-K.	500 M.-K.	4000 M.-K.
Temperatur . . .	15,2—15,6	16,2—16,5	16,5—16,7	17,45—17,7	15,3—15,7
Feuchtigkeit . . .	37—39	51—56	54—53,5	50—53,5	27—28,2
1. Halbtag	4,2	5,6	5,4	6,6	7,7
2. „ (Nacht)	6,1	7,8	8,1	8,7	9,3
3. „	8,0	9,7	9,9	**10,6**	5,2
4. „ (Nacht)	9,3	10,5	12,7	9,1	
5. „	nicht	14,3	**12,8**	7,9	
6. „ (Nacht)	weiter	**14,4**	10,0	2,6	
7. „	beobachtet	6,7	4,9	0,8	
8. „ (Nacht)		1,4	1,8		
Summe	—	70,4	64,6	46,6	22,2

Die Maxima der großen Periode sind fett gedruckt. Die Zahlen bestätigen zunächst das, worauf Vogt (14) bereits hingewiesen hatte: Mit zunehmender Beleuchtungsstärke tritt das Maximum früher ein und wird kleiner im Werte; weiter wird das Gesamtwachstum um so früher beendet, je höher die angewandte Beleuchtungsstärke war.

Außer dieser unverkennbaren Wirkung des Lichtes können wir aus den festgestellten Zahlen noch eine weitere entnehmen. Vergleichen wir einmal die Zahlen der Horizontalreihen, also die Werte der 5 Versuche, die zu den einzelnen Halbtagen gehören, miteinander. Wir sehen, daß diese in den beiden ersten Halbtagen von links nach rechts, also mit steigender Beleuchtungsstärke zunehmen. Die Maxima dieser Horizontalreihen wurden der besseren Übersicht halber unterstrichen. Wir finden dieses in den beiden ersten Reihen bei der höchsten angewandten Beleuchtung. Bis zu diesem Maximum steigen die Zahlen langsam an. Eine Ausnahme hiervon macht nur der

Wert 5,6 am ersten Halbtag bei schwachem roten Licht, der gegenüber dem folgenden etwas zu hoch, oder wenn man will, der Wert 5,4 des ersten Halbtages bei 16 M.-K., der gegenüber dem bei rotem Licht zu klein ist. Dies will aber wenig sagen, da anfänglich die Unterschiede sehr gering sind. Abgesehen von dieser Unregelmäßigkeit trifft aber von diesen beiden Reihen zu, daß mit zunehmender Beleuchtungsstärke die Werte von links nach rechts größer werden. Dies besagt aber nichts anderes, als daß das Wachstum im Anfang um so stärker ist, je höher die Beleuchtung ist, unter der die Koleoptile aufwächst. Durch die höhere Beleuchtungsstärke wird also mit anderen Worten im aufsteigenden Ast der großen Periode anfänglich eine Beschleunigung des Wachstums hervorgerufen.

Mit dem dritten Halbtage wird nun die Sache etwas anders. An diesem finden wir das Maximum nicht mehr bei der höchsten Beleuchtungsstärke, bei 4000 M.-K., sondern bei der nächst geringeren. Bei der stärksten hat sich an diesem Halbtag bereits die hemmende Wirkung des Lichtes bemerkbar gemacht, welche die anfängliche Förderung überwunden hat und nunmehr den Wert wieder herabdrückt, so daß wir bei diesen Pflanzen uns bereits im absteigenden Ast der großen Periode befinden, während bei der nächst geringeren Stärke, bei 500 M.-K., das Maximum an diesem Halbtage gerade erreicht ist. Am vierten Halbtag ist es wieder weiter nach links gerückt, es liegt bei der Kultur, die bei 16 M.-K. aufgewachsen war. An diesem Tage hat die Kultur, die bei 500 M.-K. stand, ihr Maximum ebenfalls überschritten. Am 5. Halbtag endlich ist das Maximum bei der Kultur angelangt, die bei dem schwächsten Licht sich entwickelt hatte. Die Kultur bei 16 M.-K. erreicht an diesem Tage erst das ihre. Trotzdem liegt, da bei ihr die hemmende Wirkung des Lichtes bereits eingesetzt hat, das Maximum der Horizontalreihe bei der nächst schwächeren Beleuchtungsstärke.

Aus der Tabelle 4 läßt sich das gleiche Resultat entnehmen, wenngleich hier die individuellen Schwankungen bereits mehr Geltung haben. Die fördernde Wirkung zeigt sich gleich im

Beginn der Messungen. Trotzdem die Samen aller Versuche zu derselben Zeit in das Fließpapier eingesteckt worden sind, um für alle gleiche Keimzeit zu bekommen, ist der Anfang der Beobachtung bei den verschiedenen Lichtintensitäten ein verschiedener. Am frühesten konnte die Beobachtung bei der Kultur unter der höchsten Beleuchtungsstärke, am spätesten bei der unter der geringsten aufgewachsenen erfolgen. Ein Blick auf das Kurvensystem (Abb. 1, S. 661) wo die genauen Zeiten eingetragen sind, zeigt, daß keine Kultur, was aus der Tabelle 4 nicht so deutlich zu ersehen ist, eine Ausnahme macht. Auch durch den übrigen Verlauf der Kurven wird das Gesagte vollauf bestätigt. Am ersten Halbtag liegen, abgesehen von einigen Unregelmäßigkeiten, die zu der höheren Beleuchtung gehörenden Kurven über den, die den geringeren entsprechen, und zwar um so mehr, je größer der Unterschied zwischen ihnen ist. Für die Beleuchtungsstärke von 16 M.-K. ünd schwaches rotes Licht ist der Unterschied an diesem Halbtage nur gering. Dieser Unterschied tritt aber am dritten Halbtag, also nach längerer Einwirkung der verschiedenen Beleuchtungen nun deutlich heraus. Die Kultur unter der höchsten Beleuchtung hat an diesem Halbtage bereits durch das Licht eine Hemmung erfahren. Die Kurven sind nur bis zu ihrem Maximum aufgezeichnet, deshalb fehlt ihre Kurve am dritten Halbtage vollständig. Am Schlusse des dritten Halbtages geht die Kurve, die der zweithöchsten Beleuchtungsstärke zukommt, bereits unter den zu den geringeren gehörenden Kurven, so daß sie am fünften Halbtage fortgelassen werden konnte. An diesem vermissen wir die Kurve, die zu der »Dunkelpflanze« gehört, diese konnte aber, wie wir gehört haben, nicht weiter beobachtet werden. Jedenfalls hätte ihr Wert unter den beiden Kurven gelegen. Bei der Kurve, die zu der »Lichtkultur« von 16 M.-K. gehört, hat sich nun auch die hemmende Wirkung des Lichtes geltend gemacht, wie sie dies sehr deutlich zeigt.

Wir haben bis jetzt die Resultate der einzelnen Versuche so hingenommen, ohne auf die jeweils bei ihnen herrschenden äußeren Bedingungen Rücksicht genommen zu haben. Dies ist aber unbedingt nötig; denn es könnte das Ergebnis durch diese vorgetäuscht worden sein. In der obigen Tabelle 5 habe

ich über jedem Versuch die bei diesen herrschenden Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse eingezeichnet. Wir sehen, daß die Schwankungen bei dem einzelnen Versuch recht geringe sind, in der Temperatur betragen die Unterschiede immerhin bei allen $2^1/_2{}^0$. Die Unterschiede in der Feuchtigkeit sind noch größer. Bei diesem Sachverhalt müssen wir uns fragen, ob das festgestellte Resultat nicht etwa auf diese Schwankungen zurückzuführen ist. Gut miteinander vergleichbar sind die Werte des zweiten und dritten Versuches, also bei schwachem roten Licht und bei 16 M.-K. Beim vierten herrschte eine um einen Grad höhere Temperatur, aber dafür eine etwas geringere Feuchtigkeit. Immerhin könnte man bei diesem Versuch im Zweifel sein. Dieser wird aber durch den folgenden letzten behoben, wo eine nicht nur wesentlich geringere Temperatur, sondern auch ein geringerer Feuchtigkeitsgehalt der Luft herrschte. Geringere Feuchtigkeit und Temperatur sind nun zwei Faktoren, die nach unseren bisherigen Erfahrungen das Wachstum hemmen. Trotzdem tritt die Beschleunigung hier deutlich hervor, so daß wir wohl nur das Licht für diese verantwortlich machen können. Um nun aber ganz sicher zu gehen und jedem Einwand in dieser Richtung zu begegnen, habe ich noch eine weitere kleinere Versuchsreihe gemacht und zwar zu einer Zeit, wo in dem von mir benutzten Kellerraum sowohl die Temperatur als der Feuchtigkeitsgehalt der Luft sich auf ziemlich gleicher Höhe hielten.

Es wurden drei Versuche gemacht und eine Beleuchtungsstärke von 1, 16 und 810 M.-K. angewandt. Zu dem letzten Versuch wurde die gleiche Lampe benutzt wie zu dem letzten der vorigen Reihe, eine 1000-kerzig ausgezeichnete Osram-Azolampe. Dieses Mal wurde aber die Lampe in gleicher Höhe angebracht, in der auch die Lampen bei den anderen beiden Versuchen hingen. Weiter unterschied sich diese Reihe dadurch von der vorigen, daß nur des abends und morgens abgelesen wurde, um einen Unterschied, der etwa durch das häufige Ablesen bei Tage entstanden sein könnte, auszuschalten. Zudem waren die Samen nicht wie in der vorigen Reihe um 5 Uhr abends ausgelegt, sondern des morgens um 8 Uhr, so daß diese Versuchsreihe gegenüber der vorigen um 9 Stunden

voraus ist. Ich gebe die gewonnenen Zahlen dieser Versuche bis zum Eintritt des Maximums in der nächsten Tabelle 6 wieder.

Tabelle 6.

Beleuchtungsstärke	1 M.-K.	16 M.-K.	810 M.-K.
Temperatur	17,0—17,2	17,0—17,2	18,1—18,4
Feuchtigkeit	50—55	55—58	54—58
1. Halbtag (Nacht) .	5,2	5,8	6,4
2. „	7,9	8,5	9,2
3. „ (Nacht) .	10,9	12,5	**10,2**
4. „	14,7	**13,5**	
5. „ (Nacht) .	**15,4**		

In dem letzten Versuch ging die Temperatur infolge des Brennens der hochkerzigen Lampe gleich um 1° hinauf. Diese Erhöhung ließ sich nicht vermeiden. Sie dürfte aber kaum von großer Bedeutung sein. Die Tabelle bestätigt sonst das gewonnene Ergebnis. Wie bei der vorigen Tabelle tritt auch hier die beschleunigende Wirkung durch das Licht deutlich hervor und ist um so größer, je höher die Beleuchtungsstärke, bei der die Koleoptile aufwuchs, ist.

Die fördernde Wirkung durch das Licht von höherer Intensität war Vogt bei seinen Untersuchungen mit Dauerbeleuchtung von bestimmter Stärke entgangen. Diese seine Untersuchungen hatten für ihn nur orientierenden Charakter und seine Methode war eine entsprechend rohe, so daß es kaum möglich war, die obigen Ergebnisse festzustellen. Immerhin wollen wir hier betonen, daß seine Befunde nicht gegen meine Ergebnisse sprechen. Sehen wir uns seine auf Seite 199 seiner Abhandlung wiedergegebene Tabelle nur einmal etwas näher daraufhin an. Bei der Dauerbeleuchtung mit 5 M.-K. liegt der Wert der »Lichtkultur«, obschon die Anfangslänge geringer als die der »Dunkelkultur« ist, an den beiden ersten Halbtagen über der der »Dunkelkultur«, bei der mit 25 M.-K. finden wir an den drei ersten Halbtagen den Wert der »Lichtkultur« über der »Dunkelkultur«. Die Ausnahme bei der Beleuch-

tung mit 100 M.-K. kann nicht schwer ins Gewicht fallen; denn einmal ist die Anfangslänge der »Lichtkultur« geringer als die der »Dunkelkultur«, zudem sehen wir, daß auch der durchschnittliche halbtägliche Zuwachs der ersteren sehr bald an den der letzteren herankommt. Eine fördernde Wirkung läßt sich also auch hierin etwa annehmen. Bei der »Lichtkultur« bei 1000 M.-K. ist die Anfangslänge gleich, am ersten Halbtag liegt der Wert der »Lichtkultur« unter der der »Dunkelkultur«, am zweiten sind sie gleich, am dritten ist aber der Wert der »Lichtkultur« wieder größer. Wenn man bedenkt, daß nur unter Vermeidung gewisser Schwierigkeiten das obere Ergebnis gewonnen werden konnte, so werden wir die Abweichungen Vogts verstehen.

Zusammenfassung.

Wenn wir die Ergebnisse dieses ersten Abschnittes zusammenfassen wollen, so können wir sagen:

Die Wirkung des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa ist

1. eine fördernde und zwar eine um so stärker fördernde, je stärker die Beleuchtung ist, unter der die Koleoptile wächst;

2. eine hemmende, die der fördernden folgt und sich in einer Herabdrückung des Maximums, in einem früheren Eintreten dieses und in einer früheren Beendigung des Wachstums zeigt. Entsprechend der fördernden Wirkung durch das Licht ist auch die hemmende eine um so größere, je stärker die zur Anwendung kommende Beleuchtung war.

Übersichtlich darstellen läßt sich das Ergebnis in der Form der nächsten schematischen Kurven.

Die Buchstaben in den einzelnen Kurven entsprechen den verschiedenen Beleuchtungsstärken und zwar so, daß die Kurve a den Wachstumsverlauf der im Dunkeln aufgewachsenen Koleoptile wiedergibt, Kurve b den bei der geringsten zur Anwendung kommenden Beleuchtung, Kurve c bei der nächst höheren u. s. f. Am ersten Halbtag liegt die Kurve der Lichtquelle von höherer Intensität durchwegs über der von

niederer. Dies ändert sich aber bald; denn auf die fördernde Wirkung folgt die hemmende, und zwar um so früher, je höher die Beleuchtungsstärke ist. Die Kurve, die der höchsten zu-

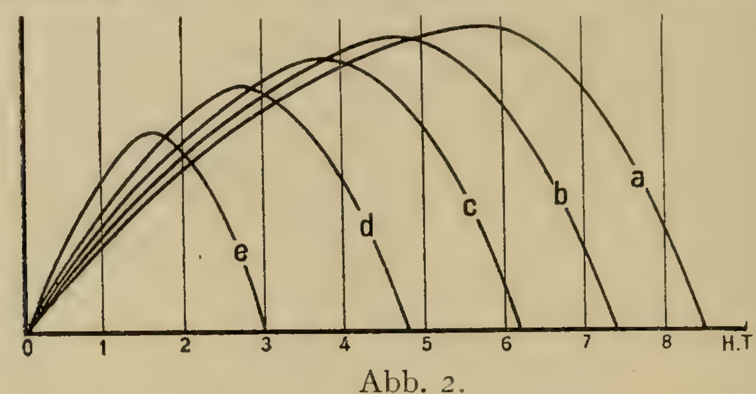


Abb. 2.

kommt, durchschneidet deshalb auch zunächst, am zweiten Halbtag in der Abb. 2, die zu den geringeren gehörenden Kurven. Am dritten Halbtag hat sich nun aber auch bei der zweithöchsten die hemmende Wirkung geltend gemacht, auch diese durchschneidet nun die übrigen Kurven und so geht es fort.

II. Abschnitt.

Das Wachstum der Koleoptile bei Änderung der Beleuchtung in eine solche von höherer Intensität.

Wir können uns bei diesen Versuchen von zwei verschiedenen Gesichtspunkten leiten lassen, einmal können wir von zwei Lichtquellen verschieden großer Intensität ausgehen und zu verschiedenen Zeiten, also in verschiedenen Abschnitten der großen Periode, die geringere in die höhere überführen; dann aber können wir uns auch fragen, wie verläuft das Wachstum, wenn in einem bestimmten Entwicklungsstadium die Beleuchtungsstärke, unter der die Pflanzen bisher gewachsen waren, in verschiedene größere übergeführt wird. Wir können also mit anderen Worten einmal die Zeiten variieren und dann die Intensitäten der Lichtquellen.

A. Wirkung einer Erhöhung der Beleuchtungsstärke in verschiedenen Entwicklungsstadien der Koleoptile.

Von der Dunkelheit auszugehen, wäre aus den oben erwähnten Gründen nicht praktisch gewesen, ich zog es vor, die

Keimlinge bei schwachem roten Licht aufzuziehen und dann diese dem Licht einer mit Reflektor versehenen Osram-Azolampe, die in einer Entfernung von ungefähr einem Meter von den Objekten entfernt aufgehängt war und dessen Beleuchtungsstärke an der Stelle, wo die Keimlinge standen, mit 800 M.-K. bestimmt wurde, auszusetzen.

Die Änderung des schwachen roten Lichtes in solches von 800 M.-K. wurde einmal am Nachmittag des ersten, dann am Anfang des dritten und schließlich am Anfang des fünften Halbtages vorgenommen. Ich gebe die Versuche in der gleichen Weise wieder, wie dies im ersten Abschnitt geschehen ist. Im Anhang wird man in den Tabellen 6—8 die bei den einzelnen Pflanzen ermittelte durchschnittliche Geschwindigkeit des Wachstums finden. In der Tabelle 7 (Text) sind entsprechend der Tabelle 4 (Text) des ersten Abschnittes die am Tage genauer ermittelten Zahlen aufgezeichnet, und in der Tabelle 8 die Durchschnittswerte der durchschnittlichen halbtäglichen Wachstumsgeschwindigkeit zusammengestellt. Beigefügt ist den drei Versuchen in den beiden letzten Tabellen der Versuch des ersten Abschnittes, wo die Pflanze während ihrer ganzen Entwicklung bei der anfänglichen Beleuchtung verblieb. Die Änderung dieser ist bei den übrigen Versuchen durch das Zeichen ←→ kenntlich gemacht.

Die am Kopf der Tabelle 8 (s. S. 672) angebrachten Angaben über die bei den Versuchen herrschenden äußeren Bedingungen zeigen uns, daß der erste Versuch am besten mit dem Versuch 4, also dem Versuch zu vergleichen ist, wo keine Lichtänderung vorgenommen wurde. Wenn wir uns diese beiden Versuche graphisch aufzeichnen, so bekommen wir das in Abb. 3 wiedergegebene Bild. Die ausgezogene Linie bedeutet in dieser Abbildung der Versuch 4 der Tabelle 7, wo von Anfang bis zum Ende die Beleuchtungsstärke die gleiche blieb, und die gestrichelte Linie der Versuch 1, in dem am ersten Halbtag die Beleuchtungsintensität in die höhere übergeführt wurde. Die Änderung ist durch einen nach unten gerichteten Pfeil angedeutet. Nach dieser Änderung wird nach einem Herauf- und Herabgehen das Wachstum am dritten Halbtage ganz wesentlich gefördert. Die gestrichelte Kurve liegt in allen Punkten über der ausgezogenen. Es wird also auch hier das Wachstum durch die höhere Beleuch-

Tabelle 7.

Halb-tag	Zeit	Anfänglich schwaches rotes Licht, dann 800 M.-K.			Ständig schwaches rotes Licht
		Versuch			
		1	2	3	4
1	11—1	4,5	5,4	4,7	4,8
	1—3	4,9		5,0	5,3
	3—5	5,6	5,8		5,1
		⟷			
	5—6	7,3		5,7	6,2
	6—7	6,0	6,3		
	7—9	7,9		6,1	7,3
2	9p—8a	9,4	7,0	6,9	7,8
3	8—10	9,0	8,8	7,6	8,6
			⟷		
	10—12	10,6	7,7	7,9	8,2
	12—2	11,4	11,2		8,4
	2—4	11,5	11,9	9,2	9,2
	4—6	12,6	**12,9**	9,8	10,5
	6—8	**12,9**	11,2	9,5	10,0
	8—10	**12,9**	10,8		10,9
4	10p—9a	11,7	10,2	10,1	10,5
5	9—11	8,3	9,7	10,9	11,4
				⟷	
	11—1	8,9	8,9	10,5	13,4
	1—3	7,7	8,1	11,4	11,9
	3—5	8,4		**14,2**	12,6
	5—7	6,7	9,1	13,3	13,0
	7—9	6,3	9,1	11,0	**15,4**
6	9p—8a	2,6	5,7	7,2	14,2
7	8—2	—	2,2	4,7	19,5
	2—8	—	0,7	3,4	5,6
8	8p—8a	—	—	—	1,7
9	8—2	—	—	—	1,0

tung wesentlich beschleunigt. Am 5. Halbtage hat sich nun aber die hemmende Wirkung durch das Licht geltend gemacht. Hier liegt die gestrichelte Kurve in allen Punkten unter der ausgezogenen. Am Schluß dieses Tages ist die letztere zu großer Höhe angestiegen, während die gestrichelte an diesem

Halbtage bereits ihr Wachstum beendet hat. Wir finden also hier die gleiche Wirkung durch das Licht wieder, wie wir sie bei der Dauerbeleuchtung bereits kennen lernten, eine anfängliche Förderung, der eine Hemmung folgt.

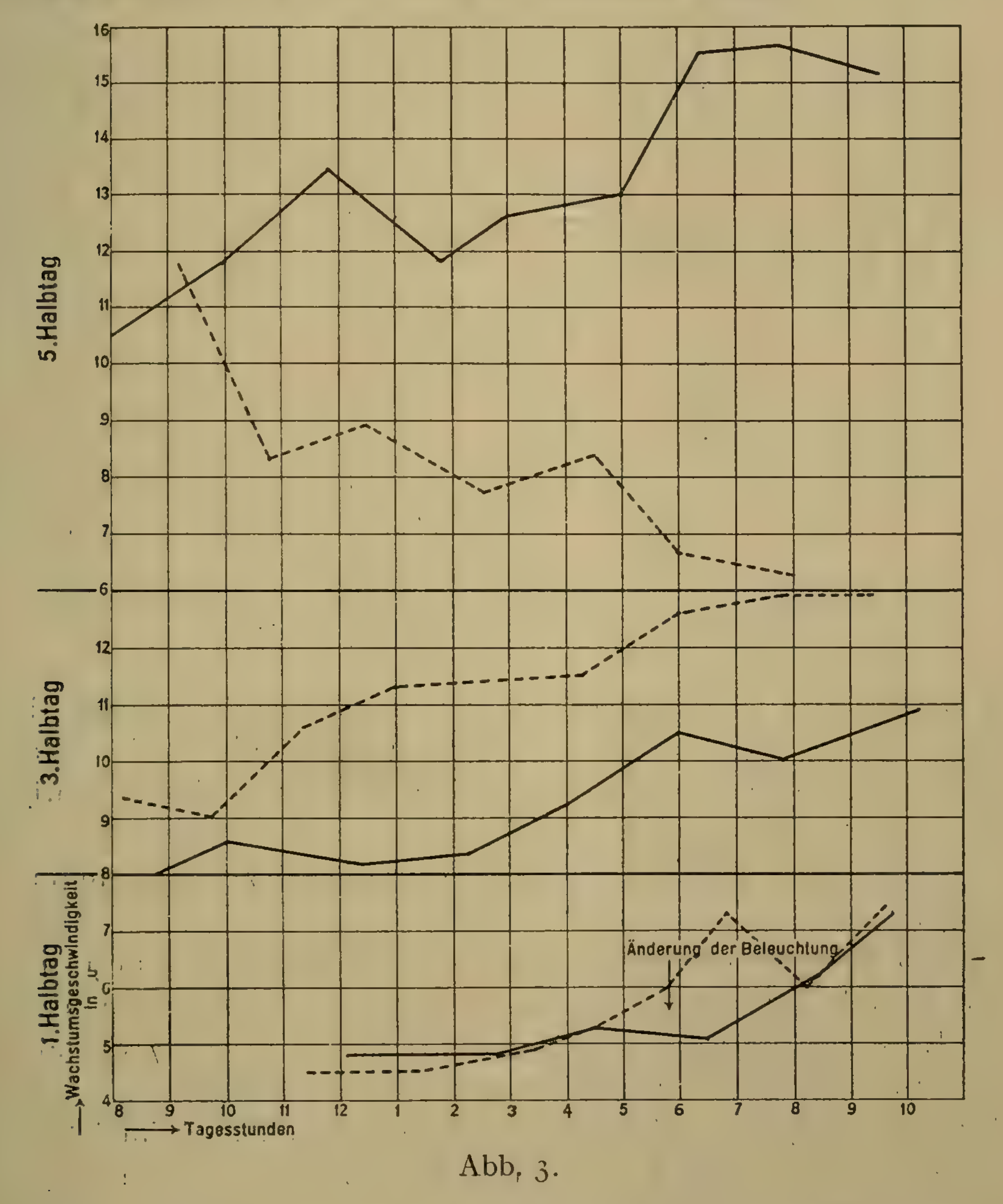


Abb. 3.

Das gleiche Ergebnis ist nicht unschwer aus dem folgenden zweiten Versuche herauszulesen. Beim dritten ist dieses Resultat aus der Tabelle 8 nicht zu entnehmen. Daß aber auch hier nach der Lichterhöhung eine Förderung des Wachstums eintritt, ersehen wir aus der Tabelle 7. Zwischen 11 und

Tabelle 8.

	Anfänglich schwaches rotes Licht, dann 800 M.-K.			Ständig schwaches rotes Licht
	Versuch			
	1	2	3	4
Temperatur	16,0—17,4	15,6—16,8	15,0—16,2	16,2—16,5
Feuchtigkeit	35—41	30—38	31—35	51—56
1. Halbtag	5,6	5,6	5,6	5,6
	⟷			
2. „	9,4	7,0	6,9	7,8
		⟷		
3. „	**11,7**	**10,7**	8,8	9,7
4. „	**11,7**	10,3	10,1	10,5
			⟷	
5. „	7,6	9,1	**12,1**	14,3
6. „	2,6	5,7	7,2	**14,4**
7. „		1,1	3,8	6,7
8. „				1,4
Summe	48,6	49,5	54,5	70,4

3 Uhr liegen allerdings die Wachstumswerte unter denen des Versuches 4, aber in dem folgenden Intervall ist der Wert höher geworden. Zudem ist in diesem Versuch die Feuchtigkeit und die Temperatur geringer.

Vergleichen wir nun einmal die einzelnen Versuche miteinander.

Das Maximum der großen Periode liegt bei dem ersten am Abend des dritten Tages und tritt ca. 30 Stunden nach der Lichtänderung ein. Beim zweiten wurde diese 17 Stunden später ausgeführt, das Maximum wird nun ca. 6 Stunden nach der Erhöhung der Beleuchtungsstärke gefunden. Beim letzten wurde diese wieder 23 Stunden später als beim zweiten vorgenommen, das Maximum tritt nun ca. 3 (genau $3^1/_2$) Stunde nach der Lichtänderung auf. Danach nimmt die Zeit, die von der Lichtänderung bis zum Eintritt des Maximums verstreicht, nicht gleichmäßig ab. Ob hier eine bestimmte Gesetzmäßigkeit sich herausschälen läßt, muß durch genauere Untersuchungen ermittelt werden.

Die Höhe des Maximums nimmt in den vier Versuchen in der Tabelle 8 von links nach rechts zu. Eine Ausnahme macht der zweite Versuch, dessen Wert gegenüber dem ersten zu klein ist. Suchen wir die entsprechenden Werte in der Tabelle 7, so sind sie hier wenigstens gleich groß. Jedenfalls ist die geringere Temperatur und Feuchtigkeit der Luft an dieser Unregelmäßigkeit Schuld. Zudem zeigt der zweite Versuch nach dem Überschreiten des Maximums einen auffallend langsamen Abfall der Kurve. Während dieser gewöhnlich und auch bei den drei anderen Versuchen nur drei Halbtage dauerte, währte er hier 5.

Der Abschluß des Wachstums erfolgte hier um so früher, je früher in der Entwicklung die Änderung vorgenommen wurde.

Es sei hier noch auf das eigene Verhalten, das unmittelbar nach der Lichtänderung auftritt, verwiesen. Beim ersten Versuch steigt im ersten Zeitintervall der Wachstumswert, um im nächsten wieder zu fallen und dann weiter zu steigen. Bei den beiden anderen Versuchen finden wir gleich nach der Lichtänderung ein Sinken, dem dann ein Steigen folgt. Ob diese Schwankungen durch die Lichtwachstumsreaktion allein zu erklären sind, wurde nicht weiter untersucht.

Im Anschluß an diese Versuche gebe ich noch zwei weitere hier wieder, in denen die Pflanzen anfänglich nicht in schwachem roten Licht wie bisher standen, sondern in einer Beleuchtungsstärke von 30 M.-K., die einmal vom Ende des zweiten Halbtages an, dann von dem des vierten in eine solche von 800 M.-K. umgewandelt wurde. Die Versuche waren so angestellt, daß die Beobachtung, die wir sonst immer morgens oder wenigstens in den Morgenstunden des 5. Tages nach dem Einstecken der Samen in das Fließpapier vornehmen konnten, nunmehr erst am Abend dieses Tages begonnen werden konnte. Die Ergebnisse der Messungen sind in den Tabellen 9 und 10 im Anhang wiedergegeben. Die gefundenen Durchschnittswerte der halbtäglichen durchschnittlichen Wachstumsgeschwindigkeit sind die folgenden:

1. Halbtag (Nacht)	5,6	5,4
2. „	8,2	7,9
	↔	
3. „ (Nacht)	13,0	11,8

4. Halbtag	(Nacht)	8,5	13,9
			↔
5. „	(Nacht)	5,0	12,2
6. „		—	4,3

Da die Temperatur und die Feuchtigkeit fast die gleiche war, sind die Werte gut miteinander vergleichbar. Die oben festgestellte Wirkung der Erhöhung der Beleuchtungsstärke läßt sich aus dem ersten Versuch wieder ohne weiteres herauslesen. Wir brauchen ja nur die Zahl des ersten Halbtages nach der Lichtänderung mit der entsprechenden des zweiten Versuches zu vergleichen, wo an diesem Halbtage noch keine Änderung vorgenommen war. Beim zweiten Versuch, wo die Keimlinge vier Halbtage bei der anfänglichen Beleuchtung von 30 M.-K. blieben, liegt das Maximum, wie dies in den vorigen Versuchen immer gefunden wurde, nicht nach der Lichterhöhung, sondern vor dieser. Sehen wir uns die Tabelle 10 im Anhang an, so finden wir es bei 7 Keimlingen vor dieser und nur bei dreien nach dieser. Man könnte vermuten, daß die Koleoptilen sich bereits im absteigenden Ast der großen Periode befunden hätten. Das ist nun aber nicht der Fall, wie das genauere Verfolgen des Wachstums an dem Halbtage vor der Erhöhung der Beleuchtungsstärke ergab. Es waren die Durchschnittswerte in dem Zeitintervall 8—12 Uhr 12,3, 12—3 Uhr 13,6 und 3—8 Uhr 17,0. Offenbar lagen in diesem Versuche die Verhältnisse so, daß unmittelbar nach der Lichterhöhung das Maximum eingetreten ist, dem die hemmende Wirkung dann auf dem Fuße gefolgt ist und so stark war, daß der Wert des ersten Halbtages die anfängliche Förderung nicht mehr erkennen ließ.

Leider sind diese beiden Versuche nicht gut mit den entsprechenden der vorigen Versuchsreihe (Tab. 8 Text, Vers. 2 u. 3) zu vergleichen, weil die Temperatur und die Feuchtigkeit eine viel größere ist. Ob das bedeutend höher gelegene Maximum allerdings allein hierfür verantwortlich zu machen ist, muß dahingestellt sein. Sicherlich befinden sich die Keimlinge durch die stärkere Vorbeleuchtung in dem Augenblick der Lichtveränderung in einer anderen Stimmung. Diese wird z. B. beim

zweiten Versuch mit verursacht haben, daß hier das Maximum vor der Lichtänderung eintritt, während es dort vor dieser gefunden wurde.

B. Wirkung verschieden hoher Beleuchtungsstärken im gleichen Zeitpunkt der Entwicklung der Koleoptile.

In den bisherigen Versuchen gingen wir von zwei Beleuchtungsstärken aus, die wir zu verschiedenen Zeiten wirken ließen. Nunmehr wollen wir uns fragen, wie sich das Wachstum ändert, wenn wir zu einem bestimmten Zeitpunkt die anfängliche Stärke in verschiedene größere überführen. Wir gehen dabei von einer solchen von 1 M.-K. aus und ändern diese zunächst am Anfang des dritten Halbtages einmal in 16, dann in 100 und schließlich in 500 M.-K. um. Es wurden zwei solcher Versuchsreihen gemacht. Die erstere war weniger brauchbar, die individuellen Schwankungen waren auffallend groß, so daß diese Versuche nur schwer miteinander zu vergleichen waren und darum uns kein klares Bild gaben. Ich verzichte deshalb auf die Wiedergabe dieser Versuchsreihe. Zu der zweiten, die die erste wiederholen sollte, benutzte ich nicht wie bisher 10, sondern 18 Pflanzen, die aus einer größeren Anzahl ausgewählt waren. Die Kulturgefäße waren kleiner gewählt, damit auf der Glasscheibe des Klinostaten die 18 Pflanzen Platz hatten und der Winkel, den die Koleoptilen mit den Lichtstrahlen bildeten, nicht geändert werden brauchte. Es wurde bei diesen Versuchen nur morgens und abends beobachtet, so daß also auch nur die durchschnittliche, halbtägliche Geschwindigkeit des Wachstums notiert wurde. Da die ausführlichen Tabellen, die diesesmal 18 Pflanzen umfassen, uns nichts wesentlich Neues geben, begnüge ich mich damit, die Ergebnisse allein in der folgenden, die Versuche zusammenfassenden Tabelle 9 wiederzugeben.

Wir erkennen aus diesen Versuchen die gleiche Wirkung durch die höhere Beleuchtungsstärke. Je größer diese ist, um so größer ist die anfängliche Förderung. In der dritten Horizontalreihe, die uns den ersten halbtäglichen Wachstumswert nach der Lichtänderung bei den einzelnen Versuchen angibt, finden wir den höchsten Wert am meisten rechts bei der höchsten zur

Tabelle 9.

	Licht von 1 M.-K. Beleuchtungsstärke wird am Anfang des dritten Halbtages umgewandelt in solches von		
	16 M.-K.	100 M.-K.	500 M.-K.
	Versuch		
	1	2	3
Temperatur	17,3—17,5	17,5—18,1	17,3—18,4
Feuchtigkeit	58—62	60—67	66—68
1. Halbtag	5,4	5,0	5,8
2. „ (Nacht) . .	7,9	8,5	8,1
	←→	←→	←→
3. „	12,4	12,8	14,1
4. „ (Nacht) . .	14,9	**14,8**	**14,4**
5. „	**15,5**	12,4	9,4
6. „ (Nacht) . .	14,4	8,9	4,3
7. „	10,2	5,2	
8. „ (Nacht) . .	4,8		
Summe	85,7	67,6	56,1

Anwendung kommenden Beleuchtungsstärke. Die drei Werte in einer Kurve aufgezeichnet, würden eine von links nach rechts ansteigende Linie ergeben. Am nächsten Tag ist dies aber bereits vollständig umgekehrt. Hier liegt der höchste Wert bei der geringsten Beleuchtungsstärke, wir hätten nun eine von rechts nach links abfallende Linie. Allerdings ist die Neigung dieser Linie, da die Zahlen nur wenig voneinander verschieden sind, recht gering. Der Abfall dieser Linie wird dann mit jedem weiteren Halbtag stärker und stärker.

Bei dem zweiten und dritten Versuch finden wir das Maximum an demselben Halbtage. Wir gehen aber wohl sicher nicht fehl, wenn wir annehmen, daß dieses im zweiten Versuch später eintritt als im dritten. Dafür sprechen mit Deutlichkeit die Zahlen des folgenden Halbtages. Die Höhe des Maximums ist hier um so größer, je geringer die abgeänderte Beleuchtungsstärke war. Auch das Ende des Gesamtwachstums tritt entsprechend später ein.

In zwei weiteren Versuchen habe ich die anfängliche Beleuchtungsstärke von 1 M.-K. am Anfang des 5. Halbtages

einmal in 16 M.-K. und dann in 500 M.-K. umgewandelt. Beide Versuche waren in der früheren Art und Weise gemacht. Es wurden also wieder 10 Keimlinge zum Versuch benutzt. Da wir uns ganz in der Nähe des Maximums der großen Periode befinden, wollen wir in der folgenden Tabelle 10, in der die Durchnittswerte dieser Versuche zusammengestellt sind, an dem Tage, an dem die Lichtänderung vorgenommen wurde, auch die genauer ermittelten Zahlen miteintragen.

Leider wurde in dem ersten Versuch der erste Wachstumswert des fünften Halbtages nicht in der anfänglichen Beleuchtung gemessen. Dieser zeigt gegenüber dem Wert in der Nacht eine verhältnismäßig große Höhe. Diese ist aber sicherlich durch die große Periode zu erklären, es ist nicht anzunehmen, daß eine Erhöhung der Beleuchtung von 1 M.-K. auf 16 M.-K. ein

Tabelle 10.

	Licht von 1 M.-K. Beleuchtungsstärke wird am Anfang des fünften Halbtages umgewandelt in solches von	
	16 M.-K. Versuch 1	500 M.-K. Versuch 2
Temperatur	17,0—17,6	17,0—17,8
Feuchtigkeit	65—68	61—66
1. Halbtag	5,6	4,7
2. „ (Nacht) . . .	7,3	7,1
3. „	12,0	12,1
4. „ (Nacht) . . .	13,9	13,8
	←→	
5. „ 8—10 Uhr .	17,0	18,6
		←→
10—12 „ . .	15,4	**21,0**
12—2 „ .	17,0	17,6
2—4 „ .	17,1	17,5
4—6 „ .	16,6	15,8
6—8 „ .	**17,5**	12,8
8—10 „ .	16,7	11,6
6. „ (Nacht) . . .	14,9	11,5
7. „	13,1	7,7
8. „ (Nacht) . . .	8,1	3,5
9. „	1,3	—

so schnelles Ansteigen in der kurzen Zeit verursacht habe. Gegen diese Annahme spricht auch der zweite Versuch, wo der erste Morgenwert in der anfänglichen Beleuchtung gemessen wurde.

Das Ansteigen bis zum Maximum der großen Periode geht, wenn wir die genauer ermittelten Zahlen des fünften Halbtages uns ansehen, nicht glatt vor sich. Schwankungen im Wachstum suchen das Ergebnis zu verwischen. Immerhin dürfte doch aus den Zahlen sich ergeben, daß das Maximum am Abend des fünften Halbtages, also 12 Stunden nach der Lichtänderung, eingetreten ist. Trotzdem der Wachstumswert auch im zweiten Versuch am Morgen des ersten Halbtages entsprechend der weit vorgeschrittenen Entwicklung des Keimlings eine sehr große Höhe erreicht hat, wird in dem Intervall gleich nach der Beleuchtung diese noch wesentlich vergrößert, und wir bekommen einen Wert, wie wir ihn von anderen Versuchen her nicht kennen, und wie er auch wohl nicht eingetreten wäre, wenn die Kultur unter der gleichen Beleuchtung weitergewachsen wäre. Gleich nach dem Maximum setzt dann das Sinken ein. Das Maximum der großen Periode ist also bei dieser Beleuchtung gleich in dem ersten Zeitintervall, also innerhalb der ersten $1^1/_2$ Stunde eingetreten. Es liegen also hier im wesentlichen die gleichen Verhältnisse vor, wie wir sie von den vorigen Versuchen, wo die Lichtänderung früher vorgenommen wurde, kennen lernten, nur sind entsprechend der weiteren Entwicklung die Ausschläge höher und die Zeiten, die bis zur Erreichung des Maximums verstrichen, geringer. Besonders hervorgehoben werden muß die Tatsache, daß in dem vorgeschrittenen Stadium der großen Periode das Maximum, das sonst um so kleiner war, je höher die zur Anwendung kommende Beleuchtungsstärke war, mit dem Größerwerden dieser auch größer wird.

Zusammenfassung.

Wie im ersten Abschnitt wurde auch hier als die erste Folge der Erhöhung der Beleuchtungsstärke eine Beschleunigung des Wachstums festgestellt, der wie dort eine Hemmung folgt. Die Förderung des Wachstums hielt um so länger an, in einem je

früheren Entwicklungsstadium die Lichtänderung vorgenommen wurde und je geringer der Unterschied in den beiden zur Anwendung kommenden Beleuchtungsstärken war. Die Steigerung, die das Wachstum durch die Erhöhung letzterer erfuhr, war um so größer, je mehr wir uns dem Maximum der großen Periode näherten und je größer der Unterschied in den beiden angewandten Beleuchtungsstärken war. Die auf die Förderung

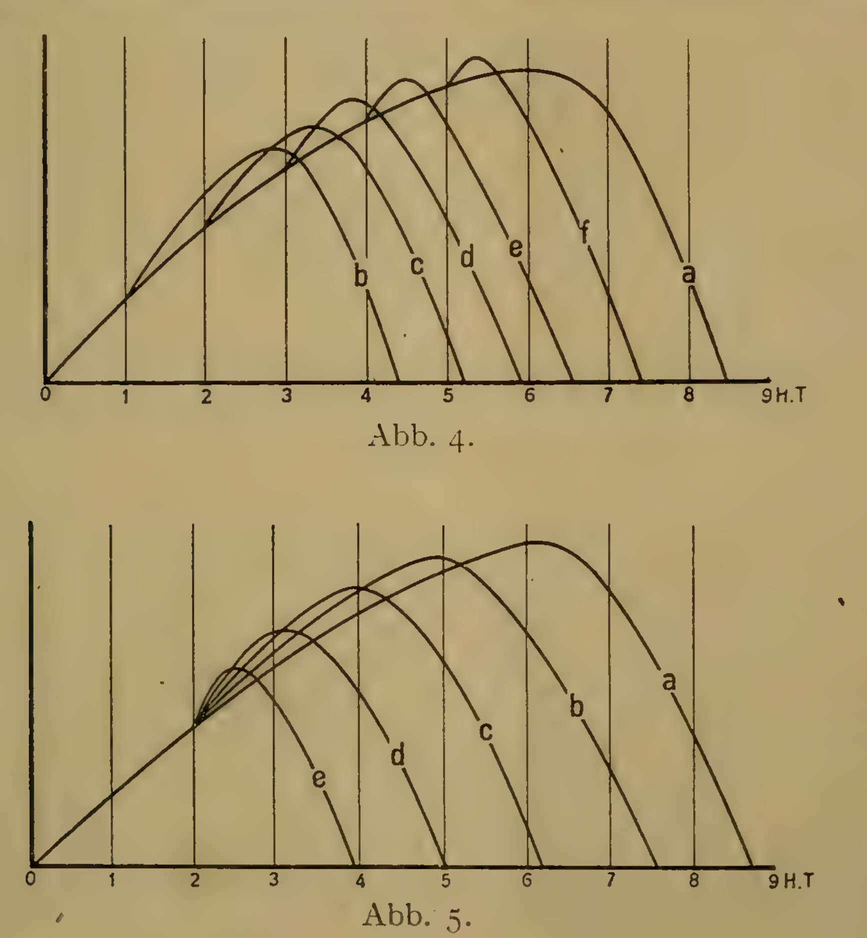


Abb. 4.

Abb. 5.

folgende Hemmung zeigte sich auch hier in einem Herabdrücken des maximalen Wertes, in einem früheren Eintreten dieses und in einer Verkürzung der Wachstumszeit. In einem Falle wurde das Maximum nicht herabgedrückt, dann nämlich nicht, wenn wir ganz in der Nähe des Maximums der großen Periode die Lichtänderung vornahmen. In diesem Falle stieg der Wachstumswert zu einer Höhe an, die er bei der anfänglichen Beleuchtungsstärke nicht erreicht haben würde. Abgesehen hiervon lag sonst das Maximum der großen Periode immer tiefer

als der Wert, den die Kultur erlangt hätte, wenn sie bei der anfänglichen Beleuchtungsstärke geblieben wäre.

Wenn wir uns auch hier die Ergebnisse in Form schematischer Kurven veranschaulichen wollen, so können wir die des ersten Teils durch die Abbildung 4, die des zweiten durch die Abbildung 5 darstellen.

In den beiden Abbildungen gibt uns die Kurve a jedesmal das Wachstum, welches eingetreten wäre, wenn die Kultur sich in der anfänglichen Beleuchtungsstärke weiterentwickelt hätte. In der Abbildung 4 wurde diese letztere zu verschiedenen Zeiten in die gleiche höhere übergeführt und in der Abbildung 5 wurde sie in einem bestimmten Zeitpunkt, am Anfang des dritten Halbtages, in verschieden höhere umgewandelt, und zwar sind in der Abbildung diese um so höher, eine je höhere Stellung der Buchstabe im Alphabet einnimmt.

III. Abschnitt.

Das Wachstum der Koleoptile bei Änderung der Beleuchtung in eine solche von geringerer Stärke.

Auch bei diesen Versuchen mußten, um möglichst einwandfreie Ergebnisse zu bekommen, die Unterschiede in den gewählten Beleuchtungsstärken möglichst große sein. Bei einer Auswahl von solchen, die nur weniger in ihrer Größe verschieden waren, hätten die lästigen individuellen Schwankungen das ganze Ergebnis verwischt. Die Versuche werden weiter dadurch eingeengt, daß man von einer hohen Beleuchtungsstärke ausgehen muß, bei der in verhältnismäßig kurzer Zeit (bei der Kultur bei 4000 M.-K. in der Tabelle 4 und 5, Text, waren es nur $1^1/_2$ Tag nach Beginn der Messungen) das Wachstum beendet ist. Immerhin hoffe ich, daß die nächsten Versuche uns ein anschauliches Bild von dieser Wirkung der Lichtänderung zu geben vermögen.

Versuch I. Ich gebe zunächst einen Versuch hier vollständig wieder, der die allgemeine Wirkung einer Herabsetzung der Beleuchtungsstärke zeigen soll. Die Pflanzen waren in einem

solchen Falle immer vom Anfang des dritten Tages nach dem Auslegen der Samen mit der anfänglicher Beleuchtungsstärke beleuchtet. In diesem ersten Versuch wurde der Keimling bis zum Anfang des dritten Halbtages nach Beginn der Beobachtung in dieser gelassen und dann verdunkelt. Die Messung in der Dunkelheit geschah in der Weise, wie dies in dem ersten Versuche des ersten Abschnittes (s. S. 654) dargelegt worden ist. Die Ergebnisse dieser Messungen sind zunächst in vollständiger Form in der nächsten Tabelle 11 wiedergegeben.

Als durchgreifende Wirkung der Verdunkelung erkennen wir in dieser Tabelle gleich eine stundenlang anhaltende Verlangsamung der Geschwindigkeit des Längenwachstums. Diese ist bei den einzelnen Pflanzen nicht gleich stark und hält nicht bei allen gleich lang an Im Durchschnittswert ist das Minimum zwischen 2^{45} und 4^{45} Uhr am Nachmittag des 3. Halbtages, also ungefähr 5 Stunden nach der Verdunkelung der Kultur, erreicht. Hierauf setzt dann eine Wachstumssteigerung ein, die langsam beginnt und schließlich zu einem Maximum führt. Im Durchschnittswert ist dieses am Nachmittag des 5. Halbtages eingetreten. Allerdings dürfte einige Vorsicht geboten sein. Einmal erkennen wir, daß sich gerade, was dieses Maximum angeht, die einzelnen Pflanzen recht verschieden verhalten. In der Tabelle, wo diese durch Fettdruck angedeutet sind, zeigt z. B. die zweite Pflanze ihr verhältnismäßig hohes Maximum erst am 7. Halbtage, also vier volle Halbtage nach der Verdunkelung, zu einer Zeit, wo die anderen Koleoptilen bereits alle sich schon recht weit im absteigenden Ast der großen Periode befinden. Sodann muß der hohe Nachtwert des 6. Halbtages beachtet werden. In den Durchschnittswerten der durchschnittlichen halbtäglichen Wachstumsgeschwindigkeit (Tab. 11, Anhang) ist der Wert des 5. Halbtages, an dem oben das Maximum gefunden wird, geringer, als der des 6., der nicht genauer untersucht werden konnte. Danach wäre das Maximum der großen Periode erst am 6. Halbtag eingetreten. Der Wachstumsverlauf zeigt nach der Verdunkelung etwas Periodisches. Wenn wir die Messungen des Wachstums der Pflanze 4, 5, 9 und auch 3 uns ansehen, so erkennen wir bei diesen Pflanzen deutlich nach der ersten Erhebung noch eine zweite, ja bei der Pflanze 6 kann man so-

		Zeit-intervall	Größe d. Zeitintervalls in Min.	Wachstumsgeschwindigkeit											Temperatu	Feuchtigke
				Pflanze										Durchschnitt		
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1—9		
500 M.-K.	1. Halbtag. . . .	$11^{0}a-9^{0}p$	600	6,8	5,0	6,4	6,2	5,1	5,0	8,3	5,3	5,8	—	**6,0**	17,4	55
	2. ,, (Nacht)	$9^{0}p-9^{0}a$	720	10,5	7,3	9,1	10,7	7,8	7,6	9,5	8,0	8,9	—	**8,8**	17,3	53
	3. ,, ...	$9^{0}-10^{15}$	75	10,7	9,2	8,6	13,3	7,3	9,2	9,2	9,2	10,7	4,7	**9,7**	17,1	50
dunkel		$10^{15}-11^{45}$	90	13,3	9,4	8,3	11,1	6,7	8,9	12,2	8,5	11,0	4,0	**10,1**	17,0	49
		$11^{45}-12^{45}$	60	8,3	5,8	5,8	6,7	7,5	6,7	8,3	7,5	6,7	4,2	**7,1**	17,1	50
		$12^{45}-1^{45}$	60	6,7	5,0	5,0	6,7	8,3	6,7	5,0	5,0	4,2	2,5	**5,8**	17,1	50
		$1^{45}-2^{45}$	60	5,0	3,3	3,3	10,0	6,7	5,0	4,6	6,7	9,1	5,0	**5,9**	17,1	51
		$2^{45}-3^{45}$	60	7,5	4,2	5,0	5,0	2,5	6,7	5,3	5,8	5,0	4,2	**5,2**	17,2	51
		$3^{45}-4^{45}$	60	5,8	5,8	7,5	9,2	4,2	5,0	4,2	4,2	6,7	6,7	**5,2**	17,3	50
		$4^{45}-5^{45}$	60	5,8	6,7	4,2	5,8	4,2	5,7	4,2	6,7	5,0	4,2	**5,3**	17,3	50
		$5^{45}-6^{45}$	60	8,3	6,7	7,5	6,7	4,2	6,7	3,3	5,0	5,0	5,0	**5,6**	17,3	50
		$6^{45}-8^{25}$	100	10,0	3,0	6,5	7,0	6,0	5,0	6,0	5,0	6,0	4,0	**6,1**	17,3	50
		$8^{25}-10^{5}$	100	9,0	7,0	7,5	4,0	4,5	4,0	6,0	5,0	5,0	6,0	**5,8**	17,2	50
	4. Halbtag (Nacht)	$10^{5}p-8^{25}a$	620	9,2	7,7	8,3	6,9	6,2	7,7	6,8	7,2	6,6	4,5	**7,4**	17,35	51
	5. ,, ...	$8^{25}-10^{5}$	100	6,5	7,0	**12,5**	6.5	7,0	10,0	9,0	7,5	9,5	6,5	**8,4**	17,3	52
		$10^{5}-11^{45}$	100	11,5	7,5	10,5	9,0	7,0	8,5	5,5	8,5	10,5	4,5	**8,6**	17,3	52,5
		$11^{45}-1^{25}$	100	11,0	8,5	10,0	**11,5**	**9,5**	9,0	**10,5**	**11,0**	10,0	7,5	**10,2**	17,25	53
		$1^{25}-3^{5}$	100	10,0	9,0	8,0	7,5	6,5	8,5	7,0	9,0	7,0	6,5	**8,0**	17,3	53
		$3^{5}-4^{45}$	100	11,0	9,0	7,0	8,5	8,0	9,0	9,0	8,0	9,5	5,5	**8,0**	17,3	53
		$4^{45}-6^{25}$	100	10,0	7,0	5,5	6,0	8,0	10,0	8,0	9,5	8,5	5,5	**8,1**	17,35	53
		$6^{25}-8^{5}$	100	13,0	9,0	6,5	4,5	**9,5**	7,5	9,0	7,5	8,0	5,5	**8,2**	17,3	52,5
		$8^{5}-9^{45}$	100	**14,0**	9,0	8,0	**12,0**	7,0	9,5	6,0	9,0	9,0	7,0	**9,2**	17,25	52,0
	6. Halbtag (Nacht)	$9^{45}p-8^{55}a$	670	9,1	12,1	6,2	10,0	7,4	**13,0**	7,0	8,8	**12,2**	7,7	**9,4**	17,2	52,5
	7. ,, ...	$8^{55}-11^{15}$	140	5,7	**16,1**	4,6	5,0	3,9	12,9	2,9	7,0	4,6	8,0	**7,1**	17,3	52
		$11^{15}-2^{35}$	200	6,7	12,5	3,5	6,0	6,5	7,0	5,0	6,5	2,3	9,0	**6,2**	17,3	52
		$2^{35}-5^{45}$	100	5,5	16,0	1,4	3,3	1,4	8,0	3,3	2,0	5,0	9,4	**5,1**	17,3	51
		$5^{45}-8^{45}$	180	3,3	14,7	1,1	7,2	1,1	9,8	1,7	2,2	2,7	**9,7**	**4,8**	17,3	51
	8. ,, (Nacht)	$8^{45}p-9^{15}a$	750	2,3	11,3	0,3	—	0,5	3,5	0,5	1,7	1,3	**0,7**	**2,4**	17,45	50
	9. ,, ...	$9^{15}a-8^{0}p$	645	1,7	4,8	—	—	—	0,5	—	—	—	6,9	**2,3**	17,35	51

gar 3 solcher wahrnehmen. Bei den Versuchen, wo eine Erhöhung der Beleuchtungsstärke vorgenommen wurde, waren wir solchen Schwankungen nicht begegnet. Auch im Durchschnittswert kommt ja dieses Periodische in etwa zum Vorschein.

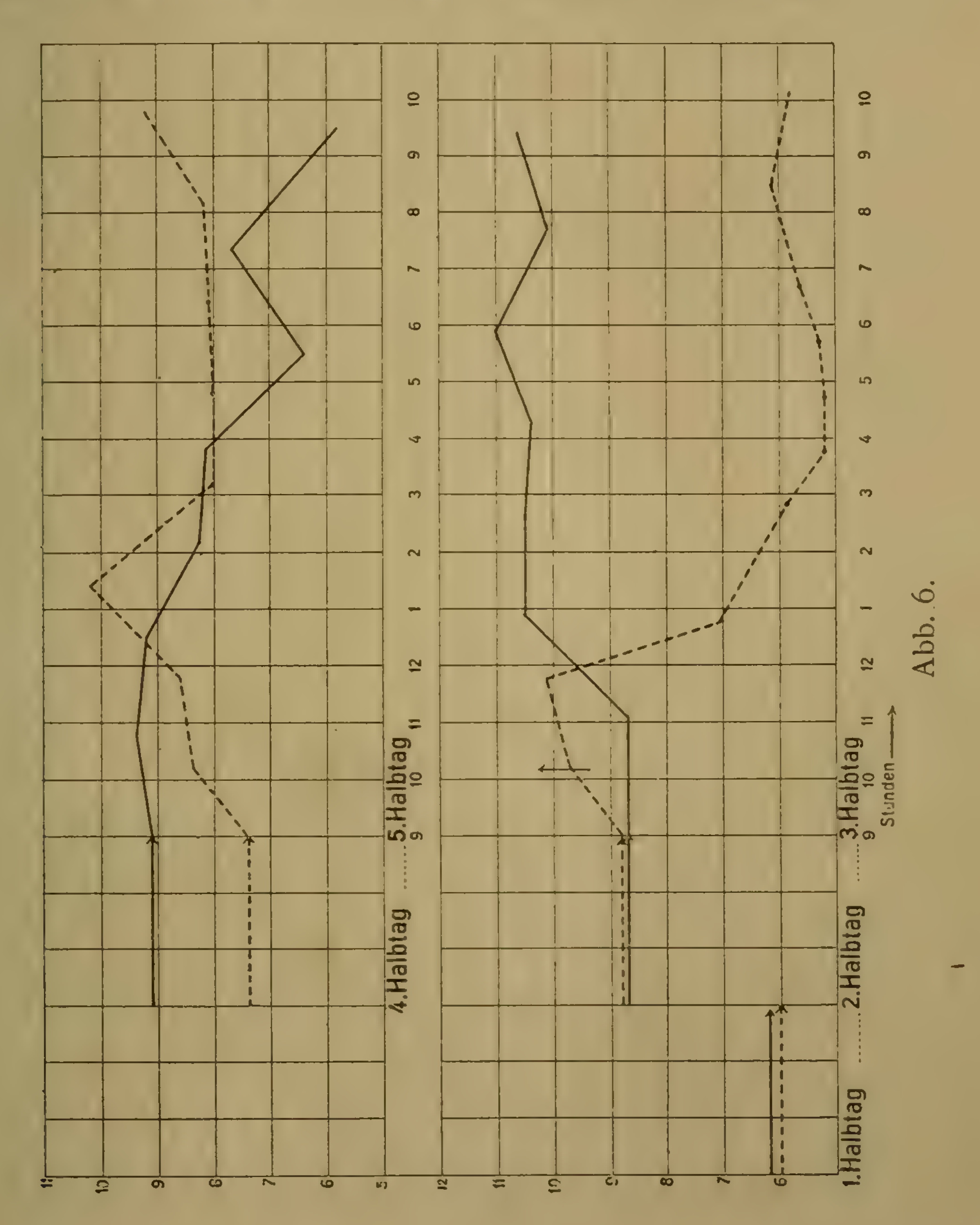


Abb. 6.

Vergleichen wir wieder, um die Wirkung einer Verdunkelung noch deutlicher hervortreten zu lassen, diesen Versuch mit dem, in welchem die anfängliche Beleuchtungsstärke beibehalten blieb. Es ist dies der Versuch 4 in der Tabelle 4 und 5 (Text). Wir dürfen diese beiden Versuche wohl miteinander vergleichen, weil

die Temperatur und die Feuchtigkeit dieselben waren. Die anfänglich brennende hochkerzige Lampe brachte natürlich eine nicht unbeträchtliche Erhöhung der Temperatur mit sich. Um nun die nach der Verdunkelung eintretende Temperaturerniedrigung zu beseitigen, wurde in diesem wie in den folgenden Versuchen nach dem Abdrehen der hochkerzigen Osram-Azolampe ein elektrisches Heizrippenelement, wie es in den Haushaltungen verwandt wird, in den Strom eingeschaltet, nachdem es vorher durch Ausprobieren so aufgestellt war, daß die Temperatur in dem Raum durch dieses Element bei den Versuchspflanzen die gleiche blieb. Wir zeichnen auch hier, um die Wirkung der Verdunkelung besser übersehen zu können, die Durchschnittswerte der beiden Versuche zusammen graphisch auf der Abb. 6 auf. Auch der Verlauf des Wachstums an den beiden ersten Halbtagen ist in dieser Aufzeichnung angedeutet worden. Die gestrichelte Linie gibt den Wachstumsverlauf der Kultur, die am Anfang des dritten Halbtages verdunkelt wurde, die ausgezogene die, welche bei der anfänglichen Beleuchtung verblieb. Der Anfang der Verdunkelung ist durch einen nach oben gerichteten Pfeil angedeutet.

Die Werte der ersten Halbtage vor der Verdunkelung stimmen in beiden Kulturen gut überein. Nach der Lichtwegnahme tritt nun sehr bald das starke Sinken der Wachstumsgeschwindigkeit auf, worauf dann wieder ein Ansteigen folgt. Dieses Ansteigen zeigt sich besonders in den Werten des fünften Halbtages. Hier ist das Wachstum bereits so gefördert worden, daß die gestrichelte Linie, die nach der Verdunkelung weit unter der ausgezogenen verlief, nunmehr, nachdem sie die um die Mittagszeit ausgezogene Kurve durchschnitten hat, abgesehen von einer kleinen Unregelmäßigkeit, die nach 3 Uhr zu bemerken ist, in allen Punkten über der ersteren liegt. Auch die oben erwähnten Erhebungen und Senkungen in dem Verlauf kommen in etwa zum Vorschein.

Sehr deutlich tritt auch die Wirkung einer Verdunkelung hervor, wenn wir von den durchschnittlichen halbtägigen Wachstumswerten ausgehen. Die Änderungen im Wachstum sind ja so einschneidender Natur, daß sie auch bei diesen auf größere Zeiträume sich erstreckenden Messungen deutlich in

die Erscheinungen treten. Die in der Abbildung 7 wiedergegebenen Durchschnittswerte sind die der Tabelle 11 (Anhang), die die abgekürzte der oben gegebenen Tabelle 11 (Text) ist.

Die Verringerung und das folgende Ansteigen zum Maximum der großen Periode erkennen wir. Die zweite Erhebung in der gestrichelten Kurve erreicht aber nicht mehr die Höhe, die die Kultur erlangt hätte, wenn sie bei der anfänglichen Beleuchtungsstärke weitergewachsen wäre. Dagegen tritt das Maximum nun später ein und die Wachstumszeit ist bedeutend verlängert worden.

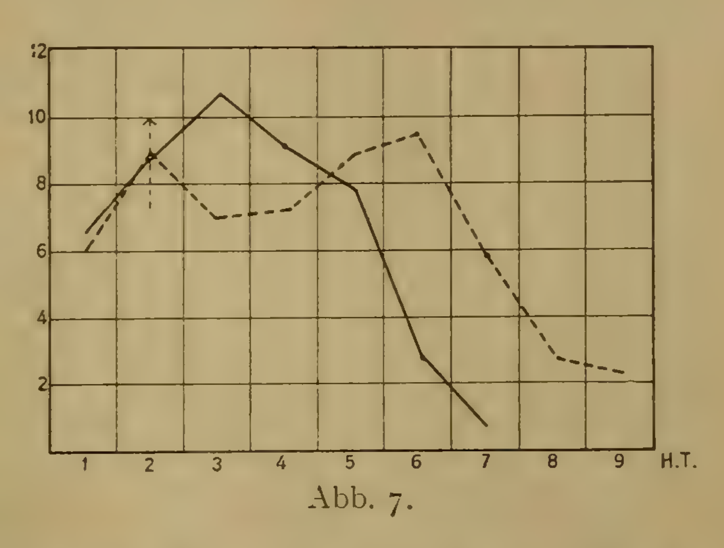


Abb. 7.

Aus alledem erkennen wir, daß eine Verdunkelung genau die umgekehrte Wirkung hervorruft wie eine Belichtung. Die erste Wirkung ist eine Hemmung, dort eine Förderung, auf diese folgt eine Förderung, dort eine Hemmung. Diese Hemmung bestand dort in einem früheren Eintritt des Maximums, zumeist auch in einem niedrigeren Werte dieses und sodann in einer früheren Beendigung des Wachstums. Hier finden wir im Gegensatz das Maximum später eintreten und die Wachstumszeit weiter verlängert. Nicht stimmt, daß das Maximum größer ist. Wir werden aber gleich sehen, daß dies auch der Fall sein kann. Es war ja auch keineswegs bei der Lichterhöhung immer die Regel, daß dieser kleiner war als bei dem Versuch, in dem keine Erhöhung der Beleuchtungsstärke eingetreten war. Es könnte hier der analoge Fall vorliegen. Dort fanden wir das Maximum größer, wenn wir uns ganz in der Nähe des Maximums der großen Peride befanden. In dem obigen Versuche wurde die Verdunkelung auch nicht allzuweit von diesem Zeitpunkt vorgenommen. Danach müssen wir zunächst einmal den Versuch machen, wo diese in einem früheren

Stadium der großen Periode herbeigeführt wurde. Dies ist im nächsten Versuch geschehen.

Versuch 2. Vorbeleuchtung 500 M.-K. Die Verdunkelung wurde am Ende des ersten Halbtages vorgenommen.

Die entspeltzten Samen mußten hier einen halben Tag früher in das Fließpapier der Glasstreifen der Versuchsgläschen gesteckt werden, um am Tage die Messungen vornehmen zu können. Statt wie bisher, wenn nichts Besonderes erwähnt worden ist, die Samen des abends um 5 Uhr auszulegen, wurde in diesem Falle der Versuch des morgens um $6^1/_2$ Uhr angesetzt. Die Ergebnisse sind in der Tabelle 12 (Anhang) wiedergeben. Hier zeichnen wir uns die dort gefundenen Werte in der Kurve b in der nächsten Abbildung 8 wieder graphisch auf. Mit dieser Kurve b wollen wir aber auch in der Kurve a die Werte eintragen, die die Kultur erreicht hätte, wenn sie bei der anfänglichen Beleuchtungsstärke weitergewachsen wäre. Um gleichzeitig auch den Unterschied gegenüber dem vorigen Versuch zu sehen, wurde in der Kurve c auch dieser der Abb. eingefügt.

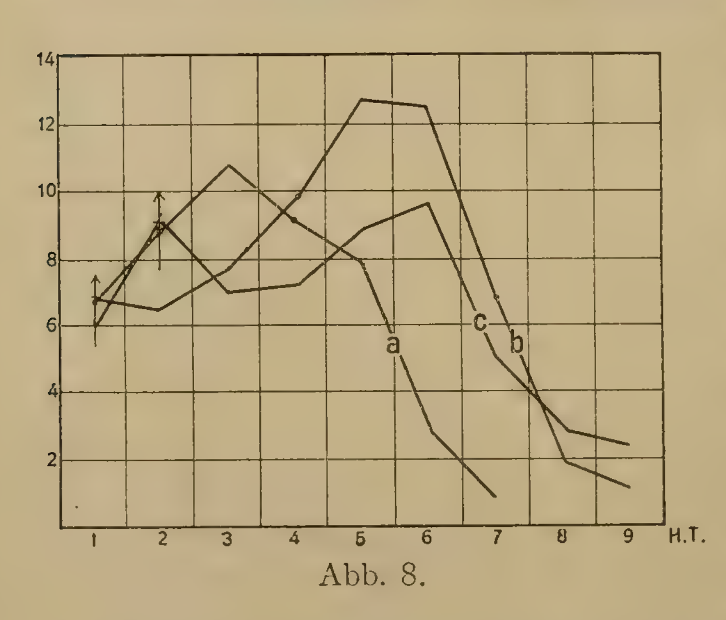


Abb. 8.

Auch bei diesem Versuch ist die gleiche Wirkung der Verdunkelung zu erkennen. Nunmehr liegt aber in der Tat das Maximum der großen Periode höher als in dem Vergleichsversuch (Kurve a), wo die anfängliche Beleuchtungsstärke beibehalten worden ist. Weiter erkennen wir bei einem Vergleich der Kurve b und c, daß auch die Hemmnng, die nach der Verdunkelung eintritt, eine ganz verschiedene ist, je nach dem Entwicklungsstadium, in dem diese vorgenommen wurde. In diesem zweiten Versuch ist die Verringerung der Wachstumsgeschwindigkeit bedeutend geringer wie in dem ersten, sie beträgt hier nur ca. 2% des Wertes, der vor der Ver-

dunkelung festgestellt wurde, während sie dort ca. 20% dieses Wertes ausmachte. Dabei ist die Tabelle 12 (Anhang) resp. Tabelle 11 (Anhang) zugrunde gelegt worden. Die Wachstumsdauer der Koleoptile ist bei diesem letzten Versuch offenbar auch größer wie bei dem vorigen. Allerdings schneidet ja die Kurve c am Schluß die Kurve b, aber der geringe Abfall der ersteren ist durch die ganz aus der Ordnung fallenden Pflanzen 2 und 3 zu erklären (s. die Tabelle 11, Text), deren Wachstum, wie wir festgestellt haben, bis weit in den 7. Halbtag hinein, wo die anderen Keimlinge bereits weit im abfallenden Ast der großen Periode sich befanden, anhielt. Hätte man mit einer größeren Anzahl von Keimlingen gearbeitet, so wäre sicherlich diese Unregelmäßigkeit, die dem zweiten Versuch fehlte, fortgefallen.

Um die Wirkung einer Verdunkelung nach einer noch höheren Beleuchtungsstärke, wie sie in den beiden vorigen Versuchen zur Anwendung kam, zu studieren, wurde noch der folgende Versuch gemacht.

Versuch 3. Wirkung der Änderung einer Beleuchtungsstärke von 800 M.-K. (Osram-Azolampe wie früher) in Dunkelheit am Anfang des dritten Halbtages.

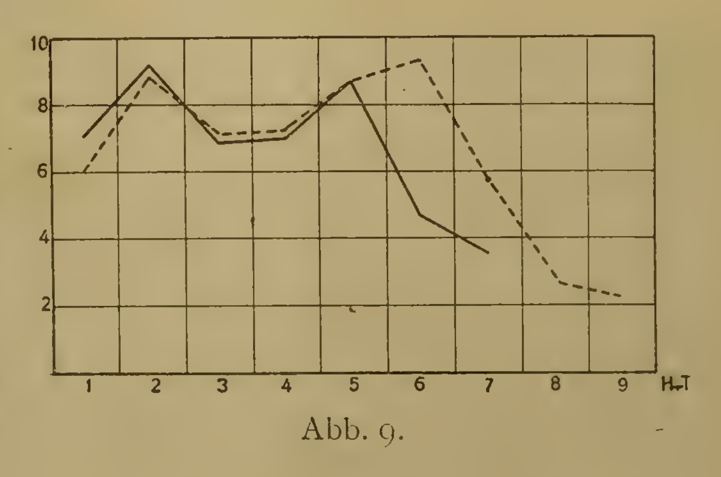


Abb. 9.

Die Ergebnisse dieses Versuches sind einmal in der Tabelle 13 (Anhang) und dann in der nächsten Abbildung 9 (ausgezogene Kurve) in der bekannten Weise zusammen mit dem Versuch 1 (gestrichelte Kurve), wo die Verdunkelung nach einer vorhergehenden Beleuchtung mit 500 M.-K. zu demselben Zeitpunkte vorgenommen wurde, dargestellt. Wir erkennen an den am Tage gemachten Beobachtungen, die in der Tabelle 13 (Anhang) soweit dies nötig war, mit angegeben sind, daß die Verringerung der Wachstumsgeschwindigkeit, die nach jeder Verdunkelung einsetzt, in diesem Versuch länger anhält als dort. Dort war

der minimalste Wert nach 4 Stunden eingetreten, hier finden wir ihn erst nach 6 Stunden, in dem Zeitintervall 4^{35}—6^{5}. Das Maximum der großen Perioden tritt nunmehr nach der stärkeren Vorbeleuchtung einen Halbtag früher ein. Ebenso ist in der Höhe desselben ein beträchtlicher Unterschied zu erkennen. Der Abstieg, der dort verhältnismäßig langsam vor sich ging, ist hier viel schneller. Das Ende des Wachstums ist bei diesem Versuch am 7. Halbtage zu finden, zu einer Zeit, wo im Versuch 1 ein noch zum Teil recht erhebliches Wachstum gefunden wurde.

Versuch 4. Die Wirkung der Verdunkelung am Anfang des fünften Halbtages nach einer Vorbeleuchtung mit 16 M.-K.

Trotzdem die Kultur in einer viel geringeren Beleuchtung stand wie in den vorigen Versuchen, können wir doch auch mit den Werten der durchschnittlichen halbtäglichen Wachstumsgeschwindigkeit die Wirkung der Verdunkelung zeigen, wie dies die nächste Abbildung 10 tut, wo die Kurve a die Abbildung des Wachstumsverlaufs der Kultur ist, die in der Beleuchtung von 16 M.-K. (Tabelle 3 Anhang) verblieb, während Kurve b die Ergebnisse dieses Versuches gibt, die in der Tabelle 14 (Anhang) wiedergeben sind.

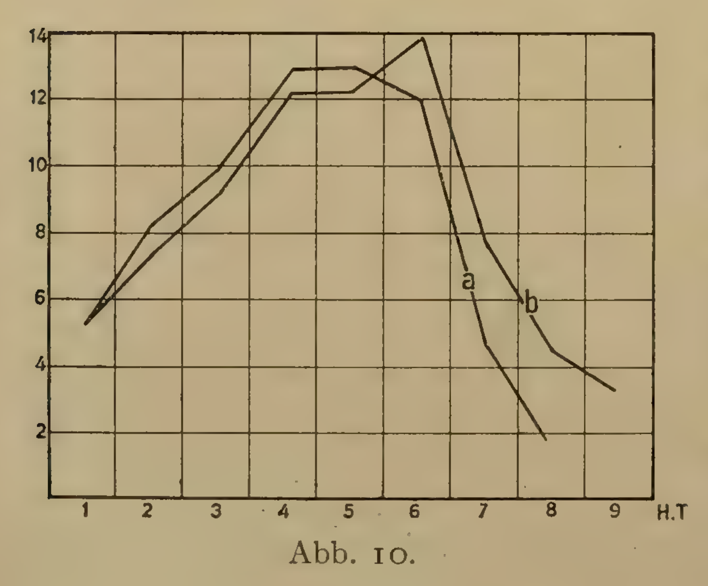


Abb. 10.

Die Wirkung der Verdunkelung ist an der Einknickung der Kurve b oben an der Spitze deutlich wahrzunehmen. Entsprechend der geringeren Beleuchtung ist das Minimum nur gering.

Bis jetzt bestand bei allen Versuchen die Änderung in der der vollen Wegnahme der anfänglichen Beleuchtungsstärke. Treten dieselben Erscheinungen auch bei der Überführung einer Beleuchtung in eine solche von ge-

ringerer Stärke auf? Die Antwort auf diesen Versuch soll durch den folgenden gegeben werden.

Versuch 5. Wirkung der Änderung einer Beleuchtungsstärke von 800 M.-K. (Osram-Azolampe wie früher angegeben) in eine solche von 42 M.-K. (Osramlampe mit langausgezogenem Leuchtsystem, 50-kerzig ausgezeichnet, mit Schirm versehen (94 cm von den Versuchsobjekten entfernt).

Die Ergebnisse sind in der Tabelle 15 (Anhang) zuzammengestellt und durch die ausgezogene Kurve in der Abbildung 11 veranschaulicht. Wir erkennen, daß die Wirkung einer Herabsetzung der Beleuchtungsstärke die gleiche ist als die, welche nach einer vollständigen Verdunkelung eintritt. Um zu sehen, was geschehen, wenn das letztere ausgeführt worden wäre, wurden in der Abbildung die Ergebnisse des Versuches 3 dieses Abschnittes in der Form der gestrichelten Kurve miteingetragen. Wir sehen, daß die Einsenkung der letzteren nicht ganz so tief ist und nicht so lange anhält als in der ausgezogenen Kurve. Die Pflanzen waren ungefähr in der gleichen Stimmung, als die Änderung vorgenommen wurde. Allerdings ist in diesem Versuch die Feuchtigkeit etwas größer.

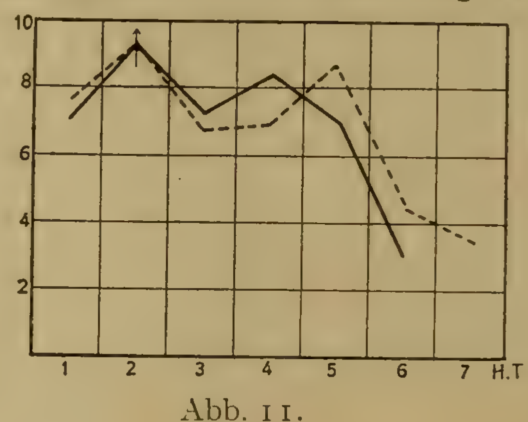


Abb. 11.

Nach der Lichtverminderung wirkt in diesem Versuch (ausgezogene Kurve) eine höhere Beleuchtungsstärke als in jenem (gestrichelte Kurve). Das bisher in allen Punkten festgestellte entgegengesetze Verhalten bei einer Lichtverminderung gegenüber einer Erhöhung desselben, bringt es mit sich, daß wir auch hier nach der Änderung von der Wirkung der höheren Beleuchtungsstärke sprechen können. Als Wirkung dieser lernten wir ja eine anfängliche Förderung mit nachfolgender Hemmung kennen. Die Förderung zeigt sich hier in der geringeren Einsenkung, die nach der Beleuchtungsstärke eintritt. Die Hemmung erkennen wir in dem früheren Eintritt des Maximums, in der geringeren Höhe dieses und dem früheren Abschluß des Gesamtwachstums der Koleoptile.

Zusammenfassung.

Wir untersuchten zunächst den Einfluß einer Verdunkelung in den verschiedenen Stadien der Entwicklung der Koleoptile, die bis dahin bei einer bestimmten anfänglichen Beleuchtungsstärke stand. Wir können die Wirkung einer solchen Veränderung nach unseren obigen Ergebnissen durch folgende schematischen Kurven zur Anschauung bringen.

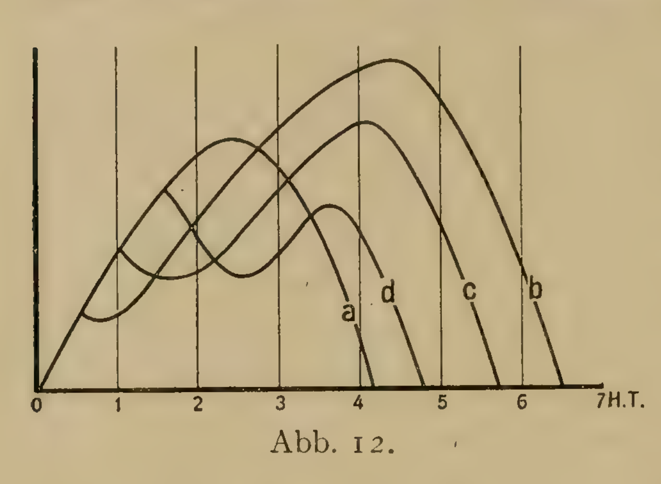


Abb. 12.

In dieser Abbildung gibt Kurve a den Wachstumsverlauf der Kultur wieder, die bei der anfänglichen Beleuchtungsstärke verblieb. In der Kultur, deren Verlauf durch Kurve b wiedergegeben ist, wurden die Keimlinge in der Mitte des ersten Halbtages verdunkelt, in der Kurve c wurde diese Verdunkelung am Ende des ersten Halbtages, in der Kurve d in der Mitte des zweiten Halbtages vorgenommen.

Nach jeder Verdunkelung tritt eine Verminderung der Wachstumsgeschwindigkeit ein. Diese ist im jungen Entwicklungsstadium der Koleoptile gering, wird aber größer und größer, je älter der Keimling wird oder je länger das Licht von hoher Intensität wirkte. Das Minimum tritt also bei jungen Koleoptilen früh ein und wird dann mit zunehmendem Alter weiter und weiter hinausgeschoben. Die Einsenkung selbst wird damit tiefer und tiefer. Auf die Hemmung folgt eine Förderung, die zu dem Maximum der großen Periode führt. Dieses ist um so höher, je früher die Verdunkelung ausgeführt wird. Das Maximum erreicht bei den früh vorgenommenen Verdunkelungen Werte, die weit über denen liegen, welche die Kultur erreicht hätte, wenn sie bei der anfänglichen Beleuchtung verblieben wäre. Bei späterer Verdunkelung ist dies aber nicht immer mehr der Fall. Hier kann das Maximum tiefer liegen. Der Zeitpunkt, an welchem der maximale Wachstumswert eintritt, verschiebt sich dabei von links nach rechts. Die Beendigung des Wachstums tritt am frühesten ein, wenn die Kultur ständig in der

anfänglichen Beleuchtung verbleibt, sie nimmt dann mit abnehmender Dauer der Beleuchtung zu.

Die zweite Frage, die wir in diesem dritten Abschnitt zu beantworten versuchten, war die, wie der Wachstumsverlauf sich ändert, wenn man zu einer bestimmten Zeit die Beleuchtungsstärken der Lichtquellen variiere. Wir können da einmal von einer Beleuchtungsstärke ausgehen und diese in einem bestimmten Zeitpunkt in verschiedene niedere überführen, oder aber wir können die Kulturen bei verschiedenen hohen Beleuchtungsstärken sich entwickeln lassen und diese zu einem für alle Kulturen gleichen Zeitpunkt in eine wieder für alle gleiche Beleuchtungsstärke umwandeln.

Wir wollen zunächst auf Grund der obigen Versuche die erste Frage kurz durch Wiedergabe schematischer Kurven beantworten. Wie wir feststellten, ist es nicht gleichglültig, wann diese Änderung vorgenommen wird. Sie wird anders ausfallen, wenn wir uns ganz in der Nähe des Maximums befinden, als wenn wir im aufsteigenden Ast weiter von diesem entfernt sind. Wir geben zunächst in der ersten Abbildung (Abb. 13) die Kurven, welche den letzten Fall berücksichtigen.

Wir lassen die Lichtänderung etwa am Ende des ersten Halbtages eintreten. Kurve a stellt wie gewöhnlich die Kurve der Kultur dar, die bei der anfänglichen Beleuchtung verblieb. In Kurve b wurde am Ende des ersten Halbtages die Kultur gänzlich verdunkelt, in Kurve c die Beleuchtungsstärke nur in eine geringere übergeführt, in Kurve d war diese höher als in dem Versuch, der durch Kurve c dargestellt ist.

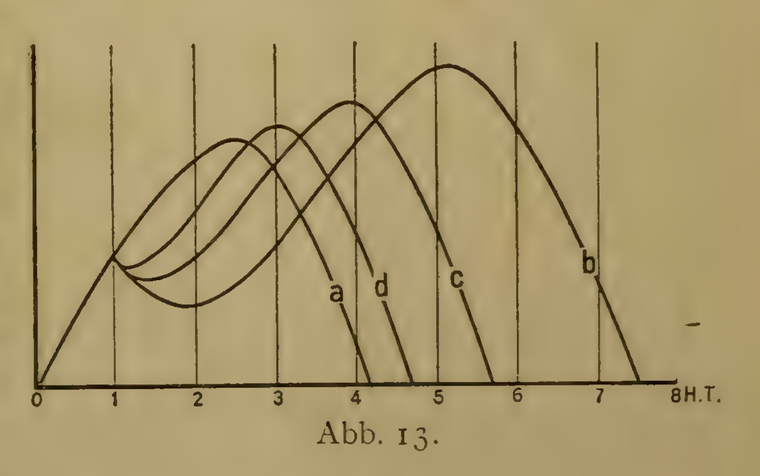


Abb. 13.

Werden die gleichen Änderungen in der Nähe des Maximums etwa am zweiten Halbtag vorgenommen, so liegt nunmehr das Maximum immer tiefer als bei der Kultur, in der gar keine

Lichtänderung stattfand. Das Kurvenbild sieht dann etwa so aus, wie dies die Abb. 14 zeigt.

In beiden Kurvensystemen herrscht die gleiche Gesetzmäßigkeit. Je höher die Beleuchtung nach der Änderung ist, um so geringer wird einerseits die nach dieser einsetzende Verringerung und um so niedriger liegt das Maximum. Entsprechend tritt das Minimum und Maximum um so früher ein, je geringer der Unterschied in den Beleuchtungsstärken ist. Ebenso dauert das Gesamtwachstum um so länger an, je geringer die Summen der zur Anwendung kommenden Beleuchtungsstärken waren, unter der die Keimlinge aufwuchsen.

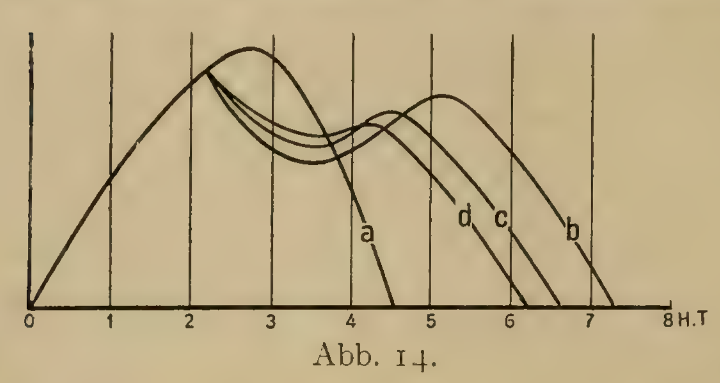


Abb. 14.

Schließlich ist es auch noch möglich, von verschiedenen anfänglichen Beleuchtungsstärken auszugehen und diese alle in die gleiche geringere, etwa in Dunkelheit, wie wir dies in obigen Versuchen taten, überzuführen. Nach den Ergebnissen können wir uns folgendes Bild machen (Abb. 15).

Ich habe die Kurven, die den anfänglichen Beleuchtungsstärken entsprechen würden, der Deutlichkeit halber nicht ausgezeichnet. Die verschiedenen Zahlen in den Kurven entsprechen verschiedenen Beleuchtungsstärken. Mit den Zahlen sollen diese zunehmen. Wir wissen aus dem ersten Abschnitt, daß die Kurvenäste dann so übereinanderliegen, daß die Kurve, die zu der größten Beleuchtungsstärke gehört, zu oberst liegt, die der geringsten Beleuchtungsstärke zukommende zu unterst. Die Hemmung ist um so geringer, je geringer der Unterschied

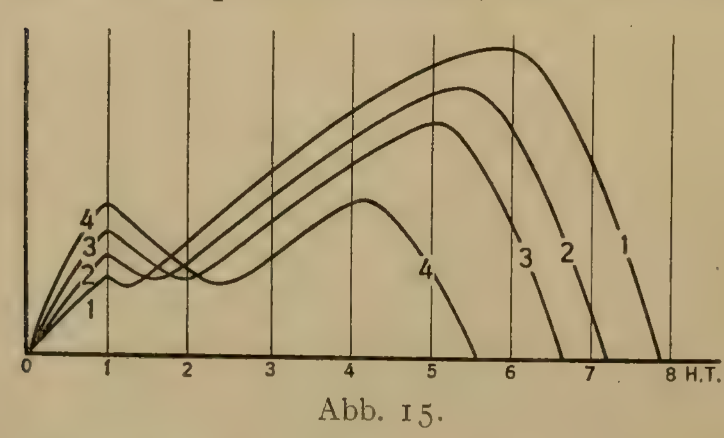


Abb. 15.

in den beiden Beleuchtungen vor und nach der Änderung ist. Mit der Zunahme dieses Unterschiedes wird die Hemmung größer und größer. Von der der Hemmung folgenden Förderung gilt ebenfalls das gleiche, was für die bereits erklärten Kurvensysteme gesagt wurde. Das Maximum tritt um so später ein und ist um so höher, je geringer der Unterschied in den gewählten Beleuchtungsstärken ist. Auch sehen wir die Wachstumszeit am längsten bei der Kultur dauern, die den geringsten Unterschied aufzuweisen hat.

IV. Abschnitt.

Weitere Untersuchungen über die Wirkung der Lichterhöhung und Lichtverringerung.

1. Die Wirkung auf die Endlänge.

Aus dem bisher Gefundenen ergibt sich, daß die von Sachs begründete Ansicht, daß das Licht hemmend und die Dunkelheit fördernd wirkt, für die Koleoptile von Avena sativa zum mindesten dahin zu korrigieren ist, daß Licht erst fördert, bevor die Hemmung einsetzt, und daß entsprechend die Dunkelheit erst hemmt und dann fördert. Allerdings, wenn wir das Endergebnis des Gesamtwachstums, wofür uns die Endlänge der Koleoptile ein anschauliches Bild gibt, für die Beurteilung der Wirkung von Licht und Dunkelheit zugrunde legen, so hat der alte von Sachs begründete Satz seine volle Geltung noch. Nur müssen wir diesen Satz dann dahin erweitern, daß es weniger auf den Gegensatz von Licht und Dunkelheit ankommt, sondern daß besser die geringere Intensität des Lichtes der höheren entgegengesetzt wird. Die vorliegenden Versuche ergaben uns, daß weder dem Licht noch der Dunkelheit als solcher eine spezifische Wirkung zukommt. Die Dunkelheit nimmt insofern eine eigene Stellung ein, als sie die geringste in Betracht kommende Lichtintensität besitzt. Daß mit zunehmender Beleuchtungsstärke die Endlänge der Koleoptilen von Avena sativa geringer wird, hat bereits Vogt (14. S. 199) mit allem Nachdruck betont. Durch die Ergebnisse unseres ersten Abschnittes werden diese Angaben Vogts voll bestätigt. Es wurden bei den dort gemachten Versuchen nicht die Maße für

die Endlänge angegeben. Dies ist aber auch nicht nötig, denn wir haben ja für sie in der Summe der an den einzelnen Halbtagen herrschenden durchschnittlichen Wachstumsgeschwindigkeiten ein relatives Maß, das uns alles zu sagen vermag. Werfen wir einen Blick auf die letzte Horizontalreihe in Tabelle 5 (S. 662), wo wir die Zahlen finden, so erkennen wir, daß auch hier die größte Endlänge bei dem Versuch liegt, wo die Pflanzen bei der geringsten Beleuchtung aufwuchsen, und daß von links nach rechts, d.h. mit zunehmenderBeleuchtungsstärke die Zahlen größer werden.

Sehen wir uns nun einmal um, wie die Endlänge geändert wird, wenn während der Entwicklung die Beleuchtung geändert wird. In den beiden Tabellen 8 und 9 (S. 672 und S. 676) sind die Versuche des zweiten Abschnitts zusammengefaßt. In der Tabelle 8 liegt die höchste Endlänge bei der Kultur, die am längsten in der geringsten Beleuchtungsstärke stand und nimmt ständig ab, je geringer diese Zeit währte. In der Tabelle 9 blieben bei den drei angeführten Versuchen die Pflanzen zwei Halbtage im Licht von 1 M.-K. Dieses wurde dann am Anfang des dritten Halbtages in solches von verschiedener Beleuchtungsstärke umgewandelt. Die größte Endlänge finden wir hier bei der Kultur, wo die Summe der beiden während der Entwicklung der Koleoptile zur Anwendung kommenden Beleuchtungsstärken am geringsten ist. Die gleiche Gesetzmäßigkeit gilt nun auch für die Ergebnisse des dritten Abschnittes. Hier wurden keine zusammenfassenden Tabellen gegeben. Ich habe darum in der nächsten einige Versuche zusammengestellt, die dieses deutlich zu zeigen vermögen.

Tabelle 12.

Versuch	Beleuchtungsstärke in M.-K.		Dauer der		Summe der halbtäglichen durchschnitt. Wachstumswerte
	vor der Änderung	nach der Änderung	ersten Beleuchtungsstärke H.-T.	zweiten Beleuchtungsstärke H.-T.	
III, 2	500	0	1	8	71,8
III, 1	500	0	2	7	57,8
III, 3	800	0	2	5	47,4
III, 5	800	42	2	4	43,4

Aus allen diesen Versuchen ergibt sich der Satz: Je länger die geringste Beleuchtungsstärke wirkt und je geringer die Summe der zur Anwendung kommenden Beleuchtungsstärken ist, um so größer wird die Koleoptile. Dieser Satz läßt sich natürlich auch so fassen: Je länger die höchste zur Anwendung kommende Beleuchtungsstärke wirkt und je größer die Summe der beiden während der Entwicklung wirkenden Beleuchtungsstärken ist, um so geringer wird die Endlänge der Koleoptile.

Dieser Satz behält auch seine Gültigkeit, wenn mehrere Male eine Lichtänderung vorgenommen wurde. In der Abbildung 16 möge Kurve 1 den Wachstumsverlauf einer Koleoptile vorstellen, die bei einer Beleuchtung von, sagen wir einmal 500 M.-K., sich entwickelte. Hätten wir etwa im Punkte a die Beleuchtung in 1000 M.-K. umgewandelt, so hätte die Kurve einen Verlauf genommen, wie er durch die Kurve 2 angegeben ist. Würden wir in diesem Punkte diese in eine geringere, etwa in 1 M.-K., umgewandelt haben, so hätten wir die gestrichelte Kurve 3 bekommen. Wäre die nach a erhöhte Beleuchtungsstärke in einem späteren Zeitpunkt, etwa b, wo das Wachstum recht in der Förderung sich befand, in eine geringere, etwa wieder 1 M.-K. umgewandelt, so wäre das Wachstum so verlaufen, wie es durch die gestrichelte Kurve 4 angegeben ist.

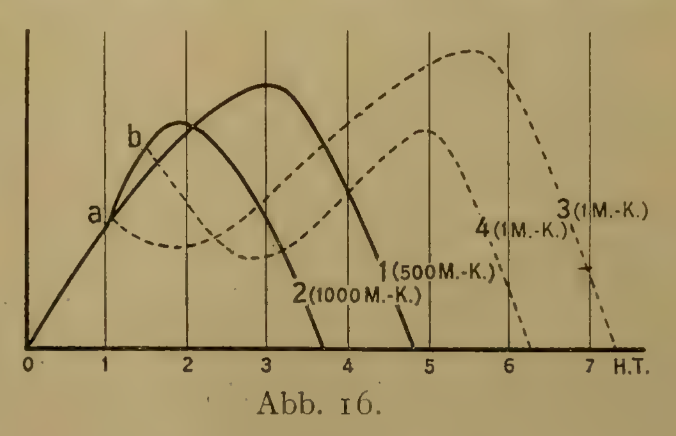


Abb. 16.

Daß in der Tat die gesteigerte Wachstumsgeschwindigkeit, die durch eine Erhöhung der Beleuchtung hervorgerufen wurde, durch Herabsetzung dieser wieder gehemmt und dann gefördert werden kann, dafür gibt der in Tabelle 16 (Anhang) aufgezeichnete Versuch ein Beispiel.

In diesem Versuch lagen nicht die in dem oben benutzten Beispiel gewählten Beleuchtungsstärken vor. Es wurde zunächst eine Beleuchtung von 16 M.-K. angewandt und diese am Anfang des dritten Halbtages für $3^1/_4$ Stunden in eine solche von

500 M.-K. umgewandelt. Wäre die Kultur in der anfänglichen Beleuchtungsstärke verblieben, so hätte sie ihr Maximum nach dem Versuch 3 (I. Abschn., Tab. 5, S. 662) einen halben Tag später erreicht, auch wird hier das Wachstum einen Halbtag früher abgeschlossen. Im übrigen zeigt der Wachstumsverlauf einen Gang, wie er durch die gestrichelte Kurve 4 in der obigen Abb. 16 dargestellt ist.

Wir können nach allen diesen Versuchen auf keinen Fall die Förderung, die nach jeder Lichterhöhung festgestellt wurde, benutzen, um etwa die Endlänge der Koleoptile zu vergrößern. Mit jeder Förderung ist notwendig die nachfolgende Hemmung verknüpft, wie auch nachher die Änderung des Lichtes vorgenommen werden mag. Ebensowenig wird man auch natürlich die Hemmung, die nach einer Verringerung der Beleuchtung eintritt, benützen können, um etwa die Endlänge zu verringern, weil auch hier mit jeder Hemmung eine nachträgliche Förderung verbunden ist. Im Grunde folgt dies Ergebnis bereits aus dem von Vogt (14, S. 256f.) geführten Nachweis der Gültigkeit des Reizmengengesetzes für die Koleoptile von Avena sativa. Vogt sagt: »Gleiche Lichtmengen bewirken die gleiche Verminderung der Koleoptile. Intensität[1] und Dauer des Lichtes können dabei sehr stark variieren, ohne daß sich an diesem Resultat etwas ändert (Reizmengengesetz)« (S. 258). Nach unseren Untersuchungen dürfte dieses Gesetz zunächst einmal auch dann gelten, wenn die unter einer bestimmten Beleuchtung aufwachsende Kultur in einem bestimmten Zeitpunkt eine Zeitlang in eine solche gebracht wird von geringerer Stärke. Ferner ergibt sich, daß dieser Satz nur Geltung haben kann, wenn die Lichtänderung in einem Zeitpunkt vorgenommen wurde, in dem sich die zu vergleichenden Koleoptilen in ganz gleicher Stimmung befanden.

2. Vermag die Dunkelheit als solche wie die Beleuchtung eine Wirkung auf das Wachstum auszuüben.

Bereits Fitting (4) und Vogt (14) haben die hemmende Wirkung nach einer Verdunkelung beobachtet. Sie sehen in

[1]) Gemeint ist nicht die Intensität (gemessen in Kerzen), sondern die Beleuchtungsstärke (gemessen in Meterkerzen).

dieser nichts anderes als eine Nachwirkung der Beleuchtung. So sagt Fitting in seinen bekannten Untersuchungen über Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit: »Von besonderem Interesse ist in diesen Versuchen mit farbigem Licht die Tatsache, daß im Dunkelschrank zunächst das Wachstum stark gehemmt bleibt, nach langer Zeit aber wieder stärker wird, offenbar die Folge der Nachwirkung des Lichteinflusses, die nach einiger Zeit wieder verschwindet« (S. 106).

Auch Vogt spricht sich ähnlich aus. Er sagt: »Daß diese Abnahme, zum Teil wenigstens, von der langen Einwirkung der ziemlich hohen Lichtintensität (100 M.-K.) herrührt, erscheint außer allem Zweifel, zumal die Zuwachskurven schon vor Eintritt der Dunkelheit ein stetiges, allerdings sehr geringes Sinken zeigen. Nach Aufhören der Belichtung beginnt nun aber nicht eine erneute Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit, wie man sie nach der bisherigen Auffassung von den Wirkungen des Lichtes und der Dunkelheit auf das Wachstum erwarten sollte, sondern die Zuwachskurve fällt im Gegenteil jetzt stärker als vorher im Licht und selbst $2^1/_2$ Stunden nach Beginn der Verdunkelung ist von einem Wiederansteigen der Zuwachsgrößen noch nichts zu bemerken, obwohl sich die Keimlinge, es ist wichtig, das hervorzuheben, im aufsteigenden Ast der großen Periode befinden« (S. 227). Wenn Vogt sich hier wie Fitting für eine Nachwirkung des Lichtes einsetzt, so geht doch aus seinen nächsten Worten hervor, daß man einige Zweifel an dieser Auffassung haben darf. Er hält ein großes Material für nötig, »um vor allen zu entscheiden, ob die gefundene Verminderung der Wachstumsintensitäten während der Verdunkelung nur eine Nachwirkung des Lichtes darstellt, oder ob die Verdunkelung an sich eine derartige Wirkung hervorzubringen vermag« (S. 228).

Wenn die Verringerung nach der Verdunkelung nur eine Nachwirkung des Lichtes ist, so könnte man, falls man die Sache sich einmal einfach vorstellen will, annehmen, daß durch das Licht irgendein Hemmungsfaktor erzeugt würde, der gleich in die Erscheinung tritt, sobald das Licht beseitigt oder die Intensität dieses herabgesetzt wird. Wie soll dann aber die fördernde Wirkung erklärt werden? Anzunehmen, daß irgend-

ein den Ermüdungstoxinen der tierischen Physiologie ähnlicher Stoff durch das Licht erzeugt wird, der etwa in geringen Mengen fördernd und in größeren hemmend wirkt, wie dies von den meisten Narkotika gilt[1], geht nicht, denn dann wäre wieder die Verringerung, die nach jeder Herabsetzung der Beleuchtung eintritt, nicht immer zu verstehen. Daß nicht die Dunkelheit, resp. eine Verminderung der Beleuchtung auch eine Wirkung ausüben soll, wie das Licht, resp. wie die Erhöhung dieses, dafür liegt eigentlich nach dem im vorigen mitgeteilten Untersuchungen, man mag die Sache drehen, wie man will, kein rechter Grund vor. Mit dem gleichen Recht, wie wir annehmen können, daß bei der Förderung des Wachstums irgendein Hemmungsfaktor gebildet wird, der nach Verringerung der Intensität der Lichtquelle in die Erscheinung tritt, können wir umgekehrt sagen, daß bei jeder Beleuchtung gleichzeitig ein fördernder Faktor ausgebildet wird, der sofort hervortritt, sobald die Kultur in Dunkelheit oder in eine geringe Beleuchtung gebracht wird. Gerade die Tatsache, daß es bei diesen Versuchen gar nicht so sehr auf vollständige Verdunkelung ankommt, als vielmehr auf ein Herabsetzen der Beleuchtungsstärke, ist zum Verständnis dieser Erscheinungen recht bezeichnend. Wir können die Hemmung nach einer Lichtverringerung wohl als eine Folge der früheren, stärkeren Beleuchtung ansehen, aber mit dem gleichen Recht die Förderung, die nach Lichterhöhung eintritt, als eine Folge der geringeren Beleuchtungsstärke, wie sie vor der Änderung bestand. So, wie die Dinge heute liegen, liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß eine Verringerung der Beleuchtung nicht in gleicher Weise wirksam sein sollte als eine Erhöhung derselben.

3. Gibt es keine der „Lichtwachstumsreaktion" entsprechende „Dunkelwachstumsreaktion?"

Wir dürfen diese Frage noch nicht verlassen. Vogt (14), der den Einfluß einer Verdunkelung auch untersuchte, hat nämlich nach einer Verdunkelung keine Wachstumsreaktion gefunden, während nach Belichtung einer vorher verdunkelten Koleoptile

[1]) Vgl. z. B. die Ausführungen Schröders (10) über die Wirkung von Ätherwasser auf das Wachstum.

eine solche immer eintritt. Hier wäre danach ein Unterschied zwischen der »Lichtwirkung« und der »Dunkelwirkung« vorhanden. Bei der Wichtigkeit, die das hier zu behandelnde Problem hat, habe ich ihm weitere Aufmerksamkeit gewidmet und durch weitere Versuche diese Beobachtung zu stützen versucht.

Diese Versuche wurden nun nicht in dem oben beschriebenen Kellerraum, der mir nicht mehr zur Verfügung stand, ausgeführt. Um eine konstante Temperatur herzustellen, benutzte ich zwei ineinander gestellte Glaskästen, von denen der äußere 50 × 50 × 50 und der innere 40 × 40 × 40 cm groß war. Zwischen innerem und äußerem Kasten war Wasser, das in ganz bestimmter Weise konstant gehalten wurde. Die Temperatur des inneren Kastens zeigte an der Stelle, an der die Versuchsobjekte standen, eine nur geringe Schwankung von höchstens $^3/_{10}{}^0$ C. Die 3 oder 4 zum Versuch verwandten Keimlinge standen hinter der vorderen Wand dieses Glasgehäuses. Ihr Wachstum wurde durch eine entsprechende Zahl von Horizontalmikroskopen verfolgt. Für diese Messungen mußten die Ablesungen in kleinen Intervallen vorgenommen werden. Ich fand, daß eine Ablesung, die alle 5 Minuten erfolgte, vollauf für unsere Zwecke genügte. Ich gebe im folgenden den abgelesenen Zuwachs in Teilstrichen des benutzten Mikroskopes. Da diese bei den einzelnen Mikroskopen nicht alle gleich sind, ist es zunächst notwendig, die Vergrößerung hier anzugeben. Die vier benutzten Mikroskope sind kurz mit A, B, C und D bezeichnet. C und D waren ganz gleiche Instrumente. Es entsprach im Mikroskop A ein Teilstrich = 0,068 mm, im Mikroskop B = 0,038 und in den Mikroskopen C und D = 0,047 mm.

Die zur Anwendung kommenden Lichtintensitäten waren bei allen im folgenden wiederzugebenden Versuchen die gleichen. Die höhere erzeugte an der Stelle, an der die Keimlinge standen, eine Beleuchtungsstärke von 320 M.-K., die geringere eine solche von 17,7 M.-K. Der Zeitpunkt der Umwandlung der ersteren in die letztere ist durch einen nach oben gerichteten Pfeil, der letzteren in die erstere durch einen nach unten gerichteten Pfeil angedeutet. Die Temperatur betrug bei allen Versuchen, wenn nichts Besonderes gesagt ist, 20,3 ^{0} C.

Standen die Koleoptilen ständig bis zur Erreichung einer Größe von 1,2—1,5 cm in einer bestimmten gleichbleibenden Beleuchtung, so beobachtete ich nach einer Herabsetzung der Beleuchtungsstärke in der Tat das gleiche, was auch Vogt feststellte, daß nämlich keine Wachstumsreaktion eintritt. Dies sei durch die Messungen an den folgenden gleichzeitig beobachteten 3 Keimlingen erläutert.

Versuch 1. Pfl. 1 (Mikr. B), Anfangslänge = 1,3 cm; Pfl. 2 (Mikr. C), Anfangslänge = 1,5 cm; Pfl. 3 (Mikr. A), Anfangslänge = 1,3 cm; Beginn der Beobachtung 7^{30} Uhr morgens, Ende 2^{40} Uhr nachmittags.

2 Stunden durchschn.	0,72	1,1	0,8	0,5	0,7	0,6	0,8	0,5	0,8
2 ,, ,,	0,98	0,9	0,8	0,9	1,1	1,1	1,1	1,3	1,3
2 ,, ,,	0,58	0,8	0,4	0,6	0,8	0,9	0,9	0,8	0,6

0,4	0,7	0,7	0,4	0,8	0,7	0,6	0,9	↑	0,5	0,9	0,8	0,9	0,8	0,6	0,6	0,7
1,2	1,3	1,0	1,1	1,0	0,7	0,8	0,8	|	0,7	1,1	0,9	0,8	1,1	1,2	1,1	1,3
0,7	0,4	0,5	0,4	0,3	0,6	0,6	0,7	|	0,8	0,9	0,9	0,7	0,7	0,7	0,8	0,8

0,6	0,5	0,8	0,8	0,7	0,4	0,6	0,5	0,4	0,6	0,8	0,8	1 Stunde: durchschn.
0,6	0,8	0,7	1,0	1,1	0,8	0,8	0,9	0,9	0,9	0,9	0,5	1 ,, ,,
0,9	0,8	0,7	0,8	0,6	0,7	0,5	0,5	0,5	0,6	0,3	0,4	1 ,, ,,

0,57	1 Stunde: durchschn.	0,46	0,5	0,2	0,2	0,5	0,4	0,3	0,6	0,4	0,4	0,4
0,6	1 ,, ,,	0,9	0,7	0,8	0,7	0,8	0,6	0,6	0,5	0,4	0,4	0,7
0,48	1 ,, ,,	0,57	0,5	0,6	0,7	0,7	0,7	0,4	0,6	0,8	0,7	0,8

Von einer »primären Reaktion« ist hier nichts zu erkennen. Wohl tritt die spätere Wachstumshemmung, die jeder Lichtverringerung folgt, deutlich heraus.

Ich setzte diese drei jungen Pflänzchen am Nachmittag um 2^{40} Uhr dem Lichte der höheren Beleuchtungsstärke von 320 M.-K. $2^1/_2$ Stunden aus und verringerte diese dann wieder. Der obige Versuch setzt sich demnach in folgender Weise fort:

Beginn der Beobachtung 2^{40} Uhr nachmittags.

	0,5	0,7	0,5	0,7	0,3	0,4	*0,2*	*0,3*	*0,1*	0,9	**1,0**	**1,1**	**1,3**	**1,3**	**1,4**	**1,6**	**1,4**
	0,8	0,9	0,7	0,7	0,6	*0,4*	0,7	*0,3*	0,6	0,5	0,6	0,4	**1,0**	**1,7**	**1,5**	**1,8**	**1,9**
↓	0,7	1,0	0,9	0,7	0,4	0,5	*0,4*	*0,4*	*0,2*	*0,4*	*0,3*	0,6	0,7	**1,2**	**1,0**	**1,1**	**1,0**

1,0	**1,0**	**0,9**	0,7	0,7	0,7	0,9	**1,0**	0,8	**1,0**	**1,7**	0,8	0,8	0,7	↑	0,8	0,5
2,1	**1,6**	**1,5**	**1,2**	0,9	0,6	0,6	0,5	0,5	0,5	0,5	0,7	0,7	0,6	|	0,7	**1,0**
1,0	0,4	0,5	0,4	0,7	0,8	0,8	0,7	0,5	0,8	0,9	0,4	0,7	0,8	|	0,4	0,8

0,8	**0,9**	**1,0**	**1,2**	**0,9**	0,7	**1,2**	**0,9**	**1,1**	0,7	0,3	0,8	0,6	0,8	0,5	0,9
1,0	**1,1**	**1,5**	**1,2**	**1,6**	**1,4**	**1,3**	**1,7**	**1,1**	**1,1**	**1,0**	0,9	0,9	1,1	1,0	1,1
0,7	**0,9**	**0,9**	**1,4**	0,8	**0,9**	**1,0**	0,8	0,7	0,7	0,5	0,5	0,6	0,7	0,5	0,8

0,8	0,8	Ende der Beobachtung 7^0 Uhr.
1,2	1,4	
0,5	0,8	

Der anfänglichen Lichterhöhung folgt die Lichtwachstumsreaktion. Als diese vorbei war, wurden die Koleoptilen wieder in die geringere Beleuchtungsstärke gebracht. Nun sehen wir aber bei allen drei Pflanzen Erhebungen. Da, wie wir später sehen werden (S. 711), die der Lichtwachstumsreaktion folgende Wirkung oft solche Schwankungen zeigt, so sagt dieser Versuch an und für sich noch nichts, es kann sich hier lediglich um Nachwirkungen durch das Licht handeln. Der Versuch wurde deshalb fortgesetzt. Während der Nacht wurden die Pflanzen wieder mit dem Lichte von 320 M.-K. beleuchtet und am anderen Morgen dieses abermals in das geringere von 17,7 M.-K. umgewandelt. Der durchschnittliche Zuwachs in 5 Minuten in der Nacht war bei Pflanze 1 = 1,2, bei Pflanze 2 = 1,4 und bei Pflanze 3 = 0,7 Teilstr. d. Mikr.

Beginn der Beobachtung 9^{45} Uhr morgens.

0,8	0,7	0,6	1,0	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	0,7	↑	0,9	0,8	0,8	**1,0**	0,8	**1,6**
1,0	1,1	1,2	**1,3**	1,0	**1,4**	**1,9**	1,2	1,2	1,3	|	1,1	0,9	1,0	1,2	**1,3**	**1,4**
0,9	1,0	1,1	0,8	0,4	0,7	**1,3**	**1,7**	**1,6**	0,6	|	1,0	1,1	**1,3**	**1,4**	1,0	**1,2**

1,1	**1,2**	**1,1**	**1,0**	**1,0**	0,8	0,9	0,9	0,7	0,4	0,8	0,5	0,7	1,0	0,7	1,0
1,2	**1,3**	**1,6**	1,0	1,1	1,1	**1,4**	**1,3**	0,6	1,0	0,9	0,9	0,9	0,9	0,7	0,7
1,0	**1,5**	**1,3**	**1,2**	1,1	1,2	1,1	0,9	1,2	1,1	0,9	0,8	0,7	0,8	0,7	0,5

0,5	0,5	0,5	0,4	6 Std.	durchschn.	0,81	Ende der Beobachtung 6^0 Uhr abds.
0,7	0,5	0,3	0,6	6 ,,	,,	0,60	
0,7	0,6	0,6	0,3	6 ,,	,,	0,52	

Auch hier finden wir nach der Verminderung der Beleuchtung ein Anschwellen der Wachtumswerte, das bei allen drei Pflanzen wiederkehrt. Allerdings zeigen Pflanzen 2 und 3 auch vor der Herabsetzung der Beleuchtungsstärke ein gleiches, kürzeres aber noch größeres Anschwellen. Ich habe, um sicher zu gehen, noch weitere Versuche gemacht, die ich zunächst wiedergebe.

Versuch 2. Die Pflanzen, welche bei einer konstanten Beleuchtung von 17,7 M.-K. aufgewachsen waren, hatten

bei Beginn des Versuches folgende Länge: Pfl. 1 (Mikr. C) = 2,4 cm; Pfl. 2 (Mikr. D) = 2,6 cm; Pfl. 3 (Mikr. A) = 2,9 cm und Pfl. 4 (Mikr. B) = 3,0 cm. Von morgens 10 Uhr an standen die Pflanzen in einem Licht von 320 M.-K., am Nachmittag um 3 Uhr wurde dieses in 17,7 M.-K. umgewandelt: Die von 1[50] Uhr in je 5 Minuten festgestellten Zuwüchse waren dic folgenden:

1,3	1,5	1,5	1,5	2,0	1,6	1,5	1,2	1,4	1,5	1,3	1,6	1,5	1,5	↑	1,3	1,5
1,2	1,1	1,4	1,2	1,0	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,0	1,0	0,9	1,0	|	1,0	1,0
0,7	1,0	0,5	0,7	1,0	1,1	0,9	0,9	1,3	0,7	1,0	0,8	0,8	1,2	|	0,5	0,7
1,2	1,2	1,3	1,4	1,5	1,2	1,4	1,0	1,2	1,1	0,9	1,2	1,0	1,3	|	1,2	1,4

1,4	1,5	1,6	1,7	**2,0**	**1,8**	**1,6**	**1,6**	1,5	1,1	1,2	0,9	0,8	0,7	0,7	0,5
1,0	**1,1**	**1,3**	**1,4**	**1,1**	**1,2**	0,5	0,8	0,8	0,5	0,8	1,0	0,7	0,8	0,9	0,6
0,7	0,7	0,8	**1,0**	**1,4**	**1,2**	**1,4**	**1,0**	0,9	0,6	0,5	1,2	0,4	0,6	0,4	0,4
1,2	1,1	**1,5**	**1,5**	**1,6**	**1,4**	**1,5**	**1,5**	1,2	1,3	1,6	1,4	1,2	1,2	1,0	1,4

1,1	0,8	1,1	0,9	0,6	3	Std.:	durchschn.	1,1	Ende der Beobachtung 8[0] Uhr [abds.
1,2	0,7	0,9	0,9	0,5	3	,,	,,	0,9	
0,6	0,8	0,8	0,4	0,3	3	,,	,,	0,5	
1,0	1,0	1,1	1,4	1,4	3	,,	,,	1,0	

In der Nacht war das durchschnittliche Wachstum in 5 Minuten bei Pfl. 1 = 0,8 cm, bei Pfl. 2 = 0,41 cm, bei Pfl. 3 = 0,22 cm und bei Pfl. 4 = 0, 35 cm.

Die Pflanzen, von denen sich 2 und 3 im absteigenden Ast der großen Periode befinden, zeigen auch hier wieder eine Erhebung nach der Herabsetzung der Beleuchtung, die bei allen vier Pflanzen festzustellen ist. Es wurde noch ein weiterer Versuch gemacht.

Versuch 3. Bei diesem wurden die Koleoptilen zunächst in der geringeren Intensität von 17,7 M.-K. aufgezogen, bis eine Größe von 1,3—1,5 cm erreicht war. Dann wurde die Beleuchtungsstärke um 4 Uhr nachmittags in die höhere von 320 M.-K. umgewandelt, abends 9 Uhr standen die Pflanzen wieder in der geringeren Beleuchtung und verblieben in dieser bis 10[40] Uhr am anderen Morgen, wo die hochkerzige $^1/_2$-Wattlampe wieder brannte. Nachmittags um 3 Uhr dieses Tages wurde die hohe Intensität dann wieder durch die geringere ersetzt. Bei dieser letzten Umwandlung hatten die Koleoptilen folgende Länge und folgenden Wachstumsverlauf:

Pfl. 1 (Mikr. B) Länge = 3,5 cm, Pfl. 2 (Mikr. C) Länge = 3,8 cm und Pfl. 3 (Mikr. D) Länge = 3,6 cm.

1,2	1,0	1,3	1,1	1,6	1,2	1,0	1,3	1,6	1,1	**2,0**	**2,0**	**1,7**	**2,0**	↑	1,6
1,6	1,2	1,4	1,5	1,4	1,5	1,3	1,0	0,8	0,9	1,2	1,0	1,0	1,0		0,9
1,6	1,4	1,5	1,5	1,9	1,3	1,7	1,3	1,5	1,5	1,2	1,6	1,6	1,0		1,0
1,5	1,0	1,7	1,5	1,1	**2,2**	1,3	**2,2**	**2,2**	1,3	**2,1**	**1,7**	**1,7**	**1,6**	1,4	1,6
1,8	**2,0**	**1,7**	**1,7**	1,5	**2,0**	1,3	**3,2**	**2,5**	**1,7**	**1,6**	1,4	1,3	1,5	1,2	1,6
1,0	1,1	1,1	1,5	1,3	**3,0**	**2,1**	**2,4**	1,2	1,2	**2,2**	**1,8**	**1,7**	**1,8**	1,3	**1,8**
1,2	1,4	1,2	1,2	0,9	1,3	1,0	0,8	0,8	0,9	1,2	1,5	1,5	1,2	1,3	0,8
1,2	1,0	1,1	1,1	1,1	1,2	1,3	1,5	1,2	1,2	1,8	2,0	1,2	1,3	1,1	1,1
1,4	1,3	1,3	1,2	1,5	1,2	1,4	1,5	0,9	1,7	0,8	1,8	1,2	1,1	1,0	1,6

0,9 Ende der Beobachtung 6^0 Uhr.
1,3
1,3

Also auch hier die gleiche Wirkung wieder, die auch bei den vorigen Versuchen mit Ausnahme des ersteren gemacht wurde. Bei der ersten Pflanze ist kurz vor der Beleuchtungsänderung auch ein Anschwellen zu erkennen, das aber nach der Umwandlung eintretende ist etwas höher. Solche Schwankungen im Wachstum wurden des öfteren, vorwiegend dann aber beobachtet, wenn die Beleuchtungsstärke im früheren Verlauf ein- oder mehrmals verändert wurde. Sehr beachtenswert ist in dieser Hinsicht die Pflanze 2. Bei dieser tritt unmittelbar nach der Verringerung der Beleuchtungsstärke auch eine Erhebung ein. Diese ist aber offenbar ganz unabhängig von der Lichtänderung; denn gleich nach dieser finden wir eine zweite, viel stärkere und zwar zu der Zeit, wo sie auch bei den anderen Pflanzen angetroffen wird. Gerade diese zwei Erhebungen hintereinander können uns deutlich sagen, daß auch durch die Verdunkelung eine Reaktion ausgelöst werden kann.

Weitere Versuche wurden nicht gemacht. Übrigens kann man auch unter den vier Beispielen, die Vogt (S. 227) anführt, eines herausnehmen, das vierte, wo dieses Anschwellen ebenfalls deutlich zu sehen ist. Vogt wandte eine Beleuchtung von 100 M.-K. an und verdunkelte dann den Versuchsraum. Er fand in dem vierten Beispiel bei einer Ablesung, die alle drei Minuten erfolgte, die folgenden Zahlen:

57 57 60 63 63 60 57 57 57 ↑ 60 63 66 63 54 63 **69** **81** **72**
69 63 57 57 60 usw.[1]

[1]) Die fettgedruckten Zahlen von mir hervorgehoben.

Bei den drei anderen angeführten Beispielen ist dieses Anschwellen nicht zu sehen. Diese drei Pflanzen verhielten sich offenbar wie die Pflanzen des Versuchs 1, wo nach der ersten Lichtverringerung auch ein solches Anschwellen nicht beobachtet werden konnte. In den Fällen, in denen die Reaktion deutlich wahrzunehmen war, tritt der maximalste Wachstumswert ungefähr zu demselben Zeitpunkt ein. In den 13 oben angeführten Verdunkelungen finden wir ihn viermal nach 30, sechsmal nach 35, einmal nach 40 und zweimal nach 45, also durchschnittlich nach 35,4 Minuten. Wir werden im nächsten Abschnitt sehen, daß bei der von mir gewählten Versuchsanordnung das Minimum in der »Lichtwachstumsreaktion« ähnlichen Schwankungen ausgesetzt ist, aber ungefähr auch zu dieser Zeit eintritt. Vogt fand in seinen Untersuchungen dieses Minimum früher, fast durchwegs 24 Minuten nach der Lichtänderung. Merkwürdig ist nun, daß in dem oben angeführten Beispiel Vogts die maximalste Erhebung nach der Verdunkelung auch nach 24 Minuten gefunden wurde. Vielleicht ist diese sicherlich beachtenswerte, aber noch weiter zu bestätigende Übereinstimmung in der Zeit des Eintritts des Minimums nach Lichterhöhung und des Maximums nach Lichtverringerung einmal geeignet, weitere Klärung in der uns beschäftigenden Frage zu bringen.

Aus dem obigen Versuch ergibt sich für die Wirkung einer Lichtverringerung das eine mit aller Deutlichkeit, daß auch bei dieser eine Reaktion auftritt. Allerdings findet man diese im Gegensatz zu der »Lichtwachstumsreaktion« nicht immer. Soweit die obigen Untersuchungen einen Schluß zulassen, tritt sie immer nach mehrmaliger Beleuchtungsänderung hervor. Diese Reaktion »Dunkelwachstumsreaktion« zu nennen, hat seine Bedenken, die aber auch gegen das Wort »Lichtwachstumsreaktion« vorgebracht werden können. Diese Reaktionen treten ja keineswegs nur bei dem Übergang von Dunkelheit zum Licht und umgekehrt ein, sondern auch dann, wenn Licht von bestimmter Intensität in ein solches von höherer resp. niederer umgewandelt wird. Man würde also besser, wenn man überhaupt nicht vorzieht, ein besseres Wort zu suchen, von »Lichtwachstumsreaktion bei Vergrößerung und Verringerung der Lichtintensität« sprechen.

Die hier nach einer Verringerung der Intensität festgestellte

Reaktion unterscheidet sich aber nicht nur von der Reaktion, die nach einer Lichterhöhung eintritt, dadurch, daß erstere nicht immer eintritt, sondern noch in einem anderen wesentlichen Punkte. Bei der letzten Reaktion folgt der Verminderung der Wachstumsgeschwindigkeit unmittelbar eine kurze Förderung, bei der ersteren fehlt die nach der Förderung zu erwartende entsprechende kurze Hemmung. Dieses Fehlen führt uns zu der weiteren für uns wichtigen Frage, welcher Zusammenhang zwischen der von Vogt festgestellten Lichtwachstumsreaktion und der dieser folgenden Förderung besteht. Diese Frage soll im nächsten Kapitel behandelt werden.

4. Zusammenhang der „Lichtwachstumsreaktion" mit der dieser folgenden, ebenfalls durch das Licht bewirkten Wachstumsförderung.

Vogt (14) hat in seiner Arbeit den Einfluß einer kurzen und einer länger dauernden Belichtung untersucht. Uns interessieren hier hauptsächlich die letzteren Versuche. Das Minimum trat hier wie bei der kürzeren Belichtung immer zur bestimmten Zeit, 24 Minuten nach Beginn der Beleuchtung, ein. Anders dagegen verhielt sich das Maximum. Das Ansteigen zu diesem erfolgt »nicht so rasch und glatt wie in den Versuchen mit kurzen Belichtungszeiten, sondern die Kurve zeigt vom Minimum ab in den meisten Fällen einen recht zackigen Verlauf. Auffallend groß ist dann gewöhnlich sowohl die Höhe wie die Ausdehnung des Maximums, und das nun eintretende Sinken der Kurve ist nicht schnell und gleichmäßig wie früher, sondern verhältnismäßig langsam und stets von neuen Erhebungen unterbrochen, die an Höhe dem Maximum fast gleichkommen« (S. 223 f.). Hier liegt eben die auch von Vogt beobachtete Wachstumssteigerung, die mit der Lichtänderung verbunden ist, vor. Von den eben angeführten Versuchen sagt Vogt weiter: »Sehr auffallend war bei diesen Versuchen über den Einfluß längerer Belichtung endlich, daß selbst bei stundenlanger Einwirkung des Lichts, vor allem der höheren Intensitäten von 100 und 500 M.-K., meist noch keine Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit bemerkt werden konnte, während dies nach den bisherigen Erfahrungen über

die Wirkungen des Lichts auf das Längenwachstum doch unbedingt zu erwarten war. Vielmehr verharrten die Zuwachsgrößen während der Belichtung noch für längere Zeit auf einem höheren Werte, als sie ihn vor der Belichtung durchschnittlich besessen hatten; das Licht bewirkte also eine deutliche, je nach der Intensität mehr oder minder anhaltende Förderung des Wachstums« (S. 224 f.).

Schon in den Versuchen mit kurzer Belichtungszeit (bis 15 Minuten dauernd) war diese fördernde Wirkung zu sehen; bei 1500 M.-K. fand er während der ganzen Beobachtungszeit ($2^1/_2$ Stunden nach Beginn der Belichtung) eine Förderung, bei 12000 M.-K. war sie nach $1^1/_2$ Stunden vorbei, bei 48000 M.-K. tritt sie überhaupt nicht mehr hervor. In den Versuchen mit längerer Beleuchtung, die uns hier hauptsächlich angehen, war die Dauer der Wachstumsförderung eine geringe, bei 1000 M.-K. betrug sie nur noch etwa eine Stunde. Über die bei der längeren Belichtung auftretende Förderung hat Vogt dann weitere Untersuchungen gemacht. Diese sind für uns besonders wichtig, weil sie sich ja mit den unsrigen decken, nur daß sie mit einer anderen Fragestellung ausgeführt wurden. Die Ablesungen bei seinen Versuchen wurden alle 30 Minuten vorgenommen. Die Versuchsanordnung war sonst die folgende: Aus einer Anzahl von gleich alten etiolierten Haferkeimlingen, die in Glasgefäße gepflanzt waren, wurden einige Stunden vor Beginn der Beobachtung zwei genau gleich entwickelte Keimlinge von etwa 10 mm Länge zum Versuch ausgesucht. Der eine wurde mit der zu untersuchenden Intensität beleuchtet, der andere mit einem Dunkelsturz bedeckt. Über die »Lichtkeimlinge« war entsprechend ein Becherglas von der gleichen Größe des Dunkelsturzes gestülpt. Die Ergebnisse der Messungen gebe ich in der folgenden Zusammenstellung wieder.

Bei	1600 M.-K.	blieb der	Lichtkeimling	0	Std.	über	dem für d. Dunkelkeimling gemessenen Wert.
,,	1000 M.-K.	,,	,,	0—2	,,	,,	dem für d. Dunkelkeimling gemessenen Wert (3 Vers.).
,,	400 M.-K.	,,	,,	2	,,	,,	dem für d. Dunkelkeimling gemessenen Wert.
,,	200 M.-K.	,,	,,	4—4½	,,	,,	dem für d. Dunkelkeimling gemessenen Wert.
,,	100 M.-K.	,,	,,	6—8	,,	,,	dem für d. Dunkelkeimling gemessenen Wert.

Bei	16 M.-K.	blieb der Lichtkeimling		14 Std.	über	dem für den Dunkelkeimling gemessenen Wert.
„	5 M.-K.	„ „	„	16 „	„	dem für den Dunkelkeimling gemessenen Wert.
„	0,5 M.-K.	„ „	„	über 24 „	„	dem für den Dunkelkeimling gemessenen Wert.

Über die Größe der Wachstumsgeschwindigkeit, so lange der Wert über der Dunkelkultur liegt, läßt sich aus den Tabellen Vogts nicht viel entnehmen, dafür war die gewählte Versuchsanordnung eine zu rohe. Sonst aber sind diese Ergebnisse mit den von mir ermittelten Resultaten in bester Übereinstimmung, wie ein Blick etwa auf die von uns ermittelten Kurven in Abb. 5, S. 679 ja unmittelbar lehrt. Auch hier blieb die Kultur, die der geringsten Beleuchtungsstärke ausgesetzt war, am längsten über der Dunkelkultur. Vogt sieht nun nicht in dieser Förderung, wie wir es getan haben, eine Mitwirkung der großen Periode. Bei seinen Untersuchungen hat er diese ganz aus dem Spiele gelassen, trotzdem er am Anfang auf die Wichtigkeit der Beachtung dieser mit aller Deutlichkeit hinweist. Auf Seite 206 sagt er wörtlich: »Will man nun den Einfluß eines Außenfaktors auf das Wachstum, besonders wenn dieser Einfluß nur ein vorübergehender ist, studieren, so wird man auf solche autonome Veränderungen der Wachstumsgeschwindigkeit besondere Rücksicht zu nehmen haben. Es war demnach notwendig, die mikroskopische Beobachtung nicht auf längere Zeit auszudehnen, da sonst die aus inneren Ursachen erfolgende Zu- oder Abnahme der Wachstumsintensität störend eingreifen mußte; ferner war es am besten, die Zeit des Optimums der großen Periode zur Beobachtung zu wählen, wo also das Wachstum am raschesten verläuft und irgendwelche Veränderungen seiner Geschwindigkeit am deutlichsten sein werden.« Die Beobachtung im Optimum der großen Periode hat große Vorteile, aber anderseits auch große Gefahren. Gerade die letzten Ergebnisse Vogts lassen die Frage offen, ob das Maximum der von Vogt festgestellten »Lichtwachstumsreaktion« etwa nichts anders sei als das Maximum der großen Periode, ob sich also mit anderen Worten diese Reaktion zerlegen läßt in das zunächst auftretende Minimum, das in diesem Fall zum Wesen der Wachstumsreaktion gehört, und das darauffolgende Maximum, das dann in der großen Periode

seine Ursachen hat. Für eine Zerlegung der Reaktion war in etwa schon Blaauw (3) eingetreten, der die »Lichtwachstumsreaktion« bei der Koleoptile von Avena mit der des hyperkotylen Gliedes von Helianthus globosus in Parallele setzen will. Blaauw erklärt das gelegentlich auch hier vorkommende Maximum als Wirkung einer Gegenreaktion. Was uns veranlaßt, eine solche Verschiedenheit zu vermuten, ist die am Schluß des vorigen Abschnitts festgestellte Beobachtung, daß die Reaktion, die nach einer Verringerung der Lichtintensität eintritt, nur eine kurze Erhebung des Wachstumswertes zeigte. Bei dem bisher festgestellten genau entgegengesetzten Verhalten zwischen der Wirkung bei einer Lichterhöhung und Lichtverringerung ist eine solche Annahme besonders berechtigt. Ich habe darum, um weiter in das Wesen der von Vogt für die Koleoptile von Avena ermittelten »Lichtwachstumsreaktion«, die nach jeder genügend großen Lichterhöhung auftritt, einzudringen, weitere Untersuchungen angestellt.

Wenn das dem Minimum folgende Maximum der »Lichtwachstumsreaktion« nur auf das Konto der großen Periode zu schieben ist, so müßte sich dies sehr deutlich zeigen, wenn die Lichtänderung nicht nur im Optimum vorgenommen wird, wie Vogt dies tat, sondern auch in anderen Phasen der Entwicklung, vor allem im absteigenden Ast. Ich gebe zunächst einige Versuche wieder, wo die höhere Beleuchtungsstärke nur kurze Zeit (20 Minuten) wirkte, und dann solche, wo diese nach der Lichtänderung ständig beibehalten blieb. Diese Versuche werden uns zeigen, daß in allen Entwicklungsstadien die »Lichtwachstumsreaktion« in typischer Weise herauskommt.

Die Versuche wurden, wenn nichts Besonderes gesagt ist, in der gleichen Weise ausgeführt, wie dies im vorigen Kapitel (S. 699) auseinandergesetzt worden ist. Ich verwandte wie dort die gleichen Beleuchtungen: 17,7 und 320 M.-K. Die Überführung der geringeren Intensität in die höhere wird wieder wie dort durch einen abwärts gerichteten ↓, die Zurückführung der letzteren in die erstere durch einen nach aufwärts gerichteten ↑ angegeben. Die Samen wurden in einem geheizten Zimmer zunächst zum Keimen gebracht und, wenn die Keimlinge eine Länge von ungefähr 5 mm erreicht hatten, in den oben beschriebenen Kasten gestellt. Die Länge der Koleoptilen, bei

der die Änderung des Lichtes vorgenommen wurde, ist bei den einzelnen Versuchen immer angegeben worden.

a) Wirkung einer 20 Minuten lang dauernden Erhöhung der Beleuchtungsstärke.

Versuch 1: Die drei zu diesem Versuch benutzten Pflanzen waren verschieden alt und darum auch verschieden groß. Pflanze 1 (Mikr. B.) hatte, als der Versuch begann, eine Länge von 1,0, Pflanze 2 (Mikr. C.) von 1,4 und Pflanze 3 (Mikr. D.) von 1,7 cm. Die genauere Beobachtung der Messung begann morgens 6[25] Uhr. Die Koleoptilen wurden zweimal, einmal morgens und dann nachmittags dem Licht der höheren Intensität ausgesetzt. Die in je 5 Minuten gemessenen Zuwachsgrößen betrugen in Teilstrichen des Mikroskopes:

0,8	0,6	0,8	0,5	0,4	0,5	0,7	0,7	↓	0,7	1,0	0,9	1,2	↑	0,9	0,3
durchschn. 0,6															
0,5	0,8	0,8	1,2	0,9	0,9	1,0	0,8		0,9	0,9	0,9	0,5		0,5	0,7
durchschn. 0,86															
—	1,3	1,3	1,1	1,2	1,1	1,2	1,4		1,5	1,5	0,9	0,9		0,7	0,7
durchschn. 1,23															

0,6	0,2	0,8	**1,0**	0,8	0,7	0,8	**0,9**	**0,9**	**0,9**	0,5	0,6	0,9
0,5	0,7	0,6	0,8	1,1	1,1	**1,7**	**1,3**	**1,6**	1,0	1,1	0,9	0,9
0,7	0,7	0,8	1,0	1,4	0,8	1,1	**1,6**	**1,9**	**1,6**	**2,2**	1,4	1,1

0,7	0,6	0,8	0,8	0,7	0,9	1,2	1,0	durchschn. in 2 Stunden 0,77
0,8	0,8	0,8	0,8	1,0	1,2	1,3	1,3	,, ,, 2 ,, 0,88
1,4	1,3	0,9	1,1	1,1	1,2	1,4	1,2	,, ,, 2 ,, 1,1

0,6	1,0	0,9	0,6	0,7	0,7	0,8	0,7	0,7	0,8	↓	0,8	0,8	0,8	0,7	↑	0,7
durchschnittlich 0,75																
0,7	0,8	0,8	0,9	0,9	0,8	0,9	1,1	0,7	1,1		0,9	0,7	0,7	0,7		0,7
durchschnittlich 0,86																
1,1	1,1	0,8	1,1	1,0	0,9	1,1	1,0	0,7	1,0		1,5	0,8	0,8	0,6		0,5
durchschnittlich 0,97																

0,4	0,6	0,7	0,5	0,8	0,9	**1,1**	**1,7**	**1,2**	1,0	1,1	1,1	1,0	1,2	0,9	0,9
0,6	0,6	0,3	0,7	0,6	0,9	**1,7**	0,9	**1,3**	**1,3**	**1,3**	**1,2**	**1,1**	0,9	1,0	0,9
0,6	0,4	0,6	0,7	1,0	**1,3**	**1,3**	0,9	**1,4**	**1,8**	**1,6**	**1,6**	**1,9**	**1,5**	**1,6**	**1,4**

0,9	0,8	1,0	1,0	0,8	—	—	—	—	Ende der Beobachtung 5[40] Uhr.
0,9	0,6	1,0	1,0	1,3	0,8	1,1	1,5	1,0	
1,3	**1,2**	1,0	1,1	1,0	0,9	**1,3**	**1,4**	0,5	

Die Längen betrugen jetzt bei Pflanze 1 = 1,5, Pflanze 2 = 1,9, und Pflanze 3 = 2,2 cm. Bei der Pflanze 2 ist in der Nacht das Primärblatt bereits durchgebrochen. Dies erschwerte die Beobachtung, machte sie aber nicht unmöglich. Der durchschnittliche Zuwachs in 5 Minuten war während der Nacht bei Pflanze 1 = 1,2, Pflanze 2 = 0,91 und bei Pflanze 3 = 1,2 Teilstriche des Mikroskopes. Die Längen der Koleoptilen betrugen an diesem Morgen bei Pflanze 1 = 2,3, bei Pflanze 2 = 2,6 und bei Pflanze 3 = 3,2 cm. Die Lichterhöhung in 320 M.-K. wird noch einmal vorgenommen. Das Ergebnis ist das folgende:

1,3	1,1	1,5	1,2	1,5	1,2	1,3	↓	1,1	1,1	1,6	1,4	↑	1,1	*0,9*	*1,0*
durchschn. 1,3															
0,7	0,5	0,5	0,2	0,3	0,6	0,5		0,4	0,5	0,5	0,6		0,5	0,3	*0,2*
durchschn. 0,53															
1,3	1,3	1,4	1,0	1,3	1,1	1,3		1,4	1,0	1,1	1,0		*0,9*	*0,8*	*0,9*
durchschn. 1,25															

0,8	*0,9*	*1,0*	1,4	**2,5**	**1,9**	1,4	1,4	**1,7**	**1,6**	**2,0**	**1,7**	**1,6**	**1,6**	1,3	1,5
0,2	*0,2*	*0,2*	0,3	**0,9**	**0,9**	**0,9**	**0,9**	**0,9**	**1,0**	**1,0**	**0,9**	0,5	0,6	0,9	0,3
0,6	*0,6*	*0,8*	1,1	**2,0**	1,2	**2,0**	**1,8**	**1,5**	**1,5**	1,5	1,3	1,0	**1,7**	**1,6**	1,1

1,2	1,5	1,2	1,0	1,1	1,4	1,2	1,2	1,4	1,3	1,3	Ende der Beobachtung 12 Uhr.
0,2	0,3	0,3	0,2	0,4	0,2	0,5	0,3	0,2	0,2	0,3	
1,2	1,0	1,2	1,2	0,9	0,9	0,8	0,8	0,9	1,0	0,9	

Die erste Pflanze befand sich während der ganzen Beobachtung im aufsteigenden Ast der großen Periode. Das gleiche läßt sich auch von der dritten Pflanze sagen. Nach dem durchschnittlichen Wachstumswert vor den beiden Lichtänderungen am ersten Tage könnte man allerdings glauben, die Koleoptile befinde sich am Nachmittag bereits im absteigenden Ast. Dies ist nun aber sicherlich nicht der Fall, denn der durchschnittliche Zuwachs in 5 Minuten war sowohl in der Nacht als auch am anderen Morgen größer. Worauf diese merkwürdige Schwankung am ersten Tage beruht hat, ist schwer zu sagen. Ganz anders nun liegen die Verhältnisse bei der zweiten Pflanze. Hier befindet sich die Koleoptile mit aller Deutlichkeit am zweiten Tage im absteigenden Ast der großen Periode. Der Nachtwert und vor allem das Wachstum

am Morgen des zweiten Beobachtungstages lassen keinen anderen Schluß zu. Wir sehen nun bei allen drei Pflanzen nach jeder Lichterhöhung die »Lichtwachstumsreaktion« eintreten[1]. Auch die Koleoptile der zweiten Pflanze zeigt am Morgen des zweiten Beobachtungstages diese mit aller Deutlichkeit. Wir können daraus das wichtige Ergebnis nehmen, daß auch im absteigenden Ast der großen Periode die »Lichtwachstumsreaktion« in gleich typischer Weise eintritt. Es ist also das Maximum der »Lichtwachstumsreaktion« etwas anderes als nur das der großen Periode.

b) Längere Wirkungszeit der höheren Beleuchtungsstärke.

Die Versuche wurden in ganz entsprechender Weise wie die vorigen vorgenommen.

Versuch 1: Die Länge der Koleoptile an der ersten Pflanze (Mikr. B) war beim Beginn der Beobachtung = 1,1, die der zweiten Mikr. C) = 1,7 cm. Die Ablesung begann nachmittags 3^{25} Uhr. Es wurden folgende Zuwachsgrößen in je 5 Minuten festgestellt

0,7	0,7	0,5	0,7	0,7	0,8	0,8	0,9	0,6	↓	0,7	1,0	0,8	0,7	0,5	0,2
durchschn. 0,69															
1,0	1,0	1,1	1,2	1,3	1,3	1,4	1,1	1,0		1,1	0,8	1,1	1,3	1,3	0,8
durchschn. 1,1															
0,2	0,4	0,2	0,5	**1,0**	**1,0**	0,7	0,8	0,9	**1,1**	**1,0**	0,7	0,5	0,5	0,6	0,8
0,7	0,8	0,8	0,7	0,9	1,1	1,4	**2,4**	**2,2**	**2,2**	**2,3**	**2,2**	**1,9**	**1,6**	1,2	1,4
0,9	**1,0**	**1,1**	**1,2**	**1,0**	0,7	1,0	0,6	0,5	0,6	**1,2**	0,8	0,8	0,5	0,6	0,8
1,5	**1,6**	1,2	1,2	**1,4**	**1,5**	1,0	1,4	1,3	1,0	0,8	1,1	1,3	**1,7**	**1,8**	**1,7**
1,2	**1,1**	0,8	0,8	**1,2**	**1,2**	0,9	0,8	**1,1**	**1,2**	**1,0**	**1,1**	**1,3**	0,8	0,9	**1,1**
1,4	1,5	1,0	**2,2**	**1,7**	**1,5**	**1,8**	**2,2**	**1,5**	1,3	**1,5**	**1,9**	**2,0**	**1,5**	**1,6**	**1,5**
1,0	**1,2**	**1,3**	0,9	0,8	0,8	**1,2**	**1,4**	**1,2**	**1,2**	**1,1**	**1,3**	0,8	Ende d. B. 10 Uhr.		
1,5	**1,8**	**2,0**	**2,2**	**2,2**	**2,2**	1,2	**1,8**	**1,7**	**1,6**	1,2	1,4	1,5			

[1]) Die Ausschläge der »Lichtwachstumsreaktion« sind in den verschiedenen Entwicklungsstadien der Koleoptile nicht gleich, sondern ändern sich gesetzmäßig. Vor allem zeigt dies deutlich das Maximum, dessen Höhe und Ausdehnung bei jungen Keimlingen gering ist und mit dem Älterwerden bis zu einer bestimmten Grenze, die anscheinend nicht mit dem Maximum der großen Periode übereinstimmt, größer und größer wird. Vom Minimum können ähnliche Gesetzmäßigkeiten festgestellt werden, auf die hier ebensowenig eingegangen werden kann.

Die Größe der ersten Pflanze entspricht der der ersten der vorigen Versuchsreihe, wo nur eine kurze Belichtung angewandt wurde. Die Reaktion, die nach der Lichterhöhung in beiden Versuchen eintritt, ist fast die gleiche, nur dürfte die Einsenkung sowohl als die Erhebung etwas tiefer resp. höher sein. Die zweite Förderung tritt unmittelbar bei dem obigen Versuche hervor, wenn wir entsprechende Werte miteinander vergleichen.

Bei den obigen Zahlen fallen die auch von Vogt festgestellten Schwankungen des Wachstums auf. Bei der ersten der beiden Pflanzen nehmen die Erhebungen immer mehr zu, die kleinste ist die, welche direkt auf das Minimum folgt. Wäre dieser Versuch allein gemacht, so könnte diese Beobachtung die Vorstellung bestärken, daß die erste Erhebung, die zur »Lichtwachstumsreaktion« gerechnet wird, im engsten Zusammenhang steht mit den weiteren, diesen folgenden, daß also das Maximum der »Lichtwachstumsreaktion« doch nur der Anfang der der Lichtänderung folgenden, oben festgestellten Förderung des Wachstums sei. Sehen wir uns aber den zweiten Versuch auf diese Schwankungen hin an, so liegt hier die Sache aber bereits ganz anders. Hier hebt sich das erste Maximum sehr deutlich heraus. Die dieser folgende weitere Erhebung ist nicht gleich groß oder sogar größer, wie das Maximum der »Lichtwachstumsreaktion«, sondern im Gegenteil geringer. Die weiteren Erhebungen werden dann wie im ersten Versuch immer größer und größer und gleichzeitig damit auch ausgedehnter. Um weitere Klarheit zu bekommen wurde der Versuch noch weiter fortgesetzt. Leider konnte nur noch die zweite der beiden obigen Pflanzen beobachtet werden, weil die erste verunglückte. Die Beleuchtung wurde am Abend des ersten Tages in die geringere Beleuchtungsstärke zurückgeführt. Die Koleoptile nahm durchschnittlich in 5 Minuten um 1,26 Teilstriche des Mikroskopes zu. Die Wachstumsgeschwindigkeit hat also gegenüber dem vorigen Tage wesentlich abgenommen. Dies sagt nun aber noch nicht, daß die Koleoptile sich bereits im absteigenden Ast der großen Periode befand; denn die Beleuchtungsstärke war ja am Abend vorher herabgesetzt, was ja auch eine Verringerung der Wachstumsintensität mit sich bringt. Am anderen Morgen wurde in

der Tat der durchschnittliche Zuwachs wieder höher gefunden, wie die nächsten Beobachtungen deutlich erkennen lassen:

1,0 1,2 1,6 1,3 1,0 1,5 1,5 1,5 1,6 1,8 0,9 1,6 | 1,7 1,7 1,7 1,9

durchschn. 1,48 ↓

1,0 1,1 1,0 0,9 0,6 0,7 1,2 **2,7 2,4 2,5 2,2 2,5 3,1 2,0 2,5** 1,5

1,6 1,5 **1,8** 1,3 1,4 1,3 0,9 **2,2 1,6 1,6** 1 Stunde durchschn. 1,5 1,2

1,0 1,3 1,1 1,6 1,2 1,0 1,3 1,6 1,1 **2,0 2,0 1,6 2,0** 1,0 1,5 1,3 1,5

1,7 1,8 1,1 1,2 1,4 1,0 **1,7 1,6 1,6** 1,2 Ende der Beobachtung 4^{10} Uhr.

Die »Lichtwachstumsreaktion« ist wieder mit aller Deutlichkeit zu erkennen. Hier nehmen nun aber die Erhebungen, die dem Maximum folgen, nicht mehr zu, sondern ab, dabei ist aber die Förderung gegenüber dem Anfangswert noch deutlich wahrzunehmen.

Ich gebe noch einen weiteren Versuch mit zwei Pflanzen wieder, wo wir uns ebenfalls in der Nähe des Maximums befinden.

Versuch 2. Am Tage vor Beginn der Messungen hatten die Koleoptilen der 1. Pflanze eine Länge von 1,3, die der 2. von 1,6 cm.

Das Wachstum an diesem Tage war das folgende:

	Pflanze 1 (Mikr. B)	Pflanze 2 (Mikr. C)
8—10 Uhr durchschn. in 5 Min.	1,04	1,02
10—12 „ „ „ 5 „	1,09	1,02
12—2 „ „ „ 5 „	1,08	1,15
2—4 „ „ „ 5 „	0,98	1,15
4—8 „ „ „ 5 „	1,07	1,18

In der Nacht nahm das Wachstum bei beiden Pflanzen weiter zu. Der durchschnittliche Zuwachs in 5 Minuten betrug bei der ersten Pflanze 1,29 und bei der zweiten 1,23 Teilstriche des Mikroskopes. Das Primärblatt ist bei der ersten Pflanze bereits durchgebrochen. Die Länge ist nun bei Pflanze 1 = 2,3 und bei Pflanze 2 = 2,7 cm. Der Zuwachs in je 5 Minuten war der folgende:

1,4	1,6	0,8	1,0	1,0	1,3	1,6	1,8		1,3	1,4	1,7	1,2	1,0	1,6	1,0
durchschn. 1,2															
1,5	1,5	1,8	1,3	1,8	1,5	1,4	1,4		1,6	1,5	1,6	1,4	1,1	*1,0*	*0,7*
durchschn. 1,5								↓							
0,8	*0,9*	*0,7*	1,1	1,2	**2,1**	**1,5**	**1,8**	**1,7**	**1,5**	**1,8**	**2,0**	1,1	1,4	1,3	1,0
0,9	*0,9*	1,2	*0,8*	1,3	**2,2**	**1,8**	**2,0**	**2,0**	**1,8**	1,3	**1,9**	**1,6**	**2,0**	1,4	1,6
1,0	**1,7**	**1,5**	1,1	1,0	0,9	1,2	1,3	1,2	**1,8**	**2,0**	**2,0**	**1,5**	1,1	1,1	**1,6**
1,4	1,3	1,4	**1,9**	**1,8**	1,4	1,6	**1,9**	1,3	**1,7**	**2,0**	**1,7**	1,5	1,0	1,2	1,5
1,4	30 Min. durchschn.				1,4	1,0	**1,6**	**1,6**	1,2	1,2	1,3	1,4	**1,5**	1,3	1,4
1,2	30 ,, ,,				1,4	1,1	**1,7**	**2,0**	1,3	1,5	1,5	1,5	**2,0**	1,6	1,5
1,0	1,2	1,1	0,9	1,2	1,0	1,3	1,0	0,9	Ende der Beobachtung 3^{15} Uhr.						
1,2	1,4	1,5	1,3	1,6	1,6	1,5	1,2	1,1							

Die »Lichtwachstumsreaktion« hebt sich auch bei diesen beiden Versuchen deutlich hervor. Nach Überschreiten des Maximums fällt der Wert wieder herab. Daß aber auch in diesem vorgeschrittenen Entwicklungsstadium noch eine Förderung des Wachstums durch das Licht vorhanden ist, zeigt die folgende Zusammenstellung der Durchschnittswerte von je 10 Zeitintervallen, also von je 50 Minuten:

	Pflanze 1	Pflanze 2
Vor der Erhöhung der Beleuchtungsstärke . . .	1,20	1,50
Zeitintervall 1—10 durchschn. in 5 Min. . . .	1,16	1,18
,, 10—20 ,, ,, 5 ,, . . .	1,58	1,67
,, 20—30 ,, ,, 5 ,, . . .	1,22	1,58
,, 30—40 ,, ,, 5 ,, . . .	1,50	1,52
,, 40—50 ,, ,, 5 ,, . . .	1,50	1,47
,, 50—60 ,, ,, 5 ,, . . .	1,22	1,50

Bei der ersten Pflanze bleibt das Wachstum der Koleoptile während der ganzen Beobachtungszeit über dem vor der Lichtänderung festgestellten Werte. Bei der zweiten Pflanze ist diese Zeit etwas geringer. Die Erhebungen, die wir in dem geförderten Wachstum immer fanden, nahmen bei der ersten Pflanze sichtlich ab, während sie sich bei der zweiten auf ziemlich gleicher Höhe halten. Die Ausdehnung dieser Erhebungen nimmt hier nicht, wie wir es bei dem ersten Versuch anfänglich fanden, zu, sondern ab.

Die Antwort auf die Frage, wie die Verhältnisse liegen, wenn wir uns im absteigenden Ast der großen Periode befinden, soll durch den folgenden Versuch gegeben werden.

Versuch 3: Dieser Versuch wurde nicht so wie die vorigen in dem oben beschriebenen Kasten gemacht, sondern in dem Kellerraum des hiesigen physikalischen Institutes, der anfänglich (S. 646 f.) genau beschrieben wurde. Es wurde, wie dies anfänglich bei meinen Versuchen immer geschah, eine Anzahl Pflanzen auf der horizontalen Scheibe des Klinostaten aufgestellt und das Wachstum dabei genauer verfolgt. Die Kultur stand bis zum Nachmittag des 6. Halbtages in einer Beleuchtungsstärke von 16 M.-K. Die Temperatur schwankte zwischen 16,8 und 17,1° C, die Feuchtigkeit zwischen 55 und 58 %. Es wurde mit der genaueren Beobachtung gewartet, bis jeder Zweifel ausgeschlossen war, daß die zu untersuchende Pflanze sich im absteigenden Ast der großen Periode befand. Erst dann wurde die Beleuchtungsstärke in eine solche von 300 M.-K. umgewandelt. Ich will zunächst die bei dieser Pflanze gefundenen Werte der Wachstumsgeschwindigkeit geben, wie sie bei Beobachtung in größeren Zeitintervallen sich ergaben:

Beleuchtung	1. Halbtag (Nacht)	10p.m.—9a.m.	Wachstumsgeschw.	=	6,9 μ
16 M.-K.	2. „	9—11	„	=	7,7 „
		11—1	„	=	8,9 „
		1—4	„	=	10,0 „
		4—6	„	=	10,7 „
		6—9	„	=	11,0 „
		9—12	„	=	11,3 „
	3. „ (Nacht)	12p.m.—7a.m.	„	=	11,8 „
	4. „	7—9	„	=	11,5 „
		9—11	„	=	10,9 „
		11—2	„	=	11,8 „
		2—5	„	=	12,5 „
		5—8	„	=	12,8 „
		8—11	„	=	14,0 „
	5. „ (Nacht)	11p.m.—8a.m.	„	=	13,5 „
	6. „ . . .	8—10	„	=	12,7 „
		10—12	„	=	12,5 „
		12—2	„	=	11,4 „

Beleuchtung 300 M.-K.	2—3 m. Wachstumsgeschw.	=	6,7 μ
	3—4 ,,	=	12,5 ,,
	4—5 ,,	=	7,0 ,,
	5—6 ,,	=	6,9 ,,
	6—7^{10} ,,	=	4,4 ,,
	7^{30}—9 ,,	=	2,2 ,,
	9—10^{30} ,,	=	1,1 ,,
	10^{30}—12 ,,	=	0,5 ,,

Der genauere Wachstumsverlauf nach der Lichterhöhung wurde nun durch alle drei Minuten erfolgende Ablesungen festgestellt. Ebenso war die zur Messung benutzte Vergrößerung eine bedeutend größere als bei den vorigen Versuchen (Leitz: Okular II, Objekt III, 1 Teilstrich = 21,7 μ). Die Messungen ergaben folgende Zahlen:

Beginn: 6. Halbtag, nachmittags 2 Uhr.

↓ 1,2 1,0 1,4 1,4 1,8 1,6 1,3 1,2 1,2 1,3 1,0 *0,5 0,7 0,8 0,5 0,6 0,5 0,6 0,8 0,8* 1,0 **1,6 1,7** 1,5 1,5 **1,7 1,6 1,7 2,0 2,5 2,5 2,0 2,5 2,0** 1,5 1,5 1,5 1,3 1,0 1,2 30 Min. durchschn. 1,0 1,0 1,0 1,2 60 Min. durchschn. 0,8 1,0 1,2 1,5 1,3 1,4 1,3 1,0 1,3 1,0 **1,8** 1,0 0,9 0,5 1,0 **1,4** 0,9 0,6 60 Min. durchschn. 0,9 0,8 0,6 0,7 0,6 0,5 0,6 0,8 0,5 0,8.

Auch hier im absteigenden Ast der großen Periode folgt einem ausgedehnten Minimum ein noch ausgedehnteres Maximum. Mit letzterem ist dann aber die fördernde Wirkung des Lichtes vorbei. Wohl sind auch hier noch einige Erhebungen im weiteren Wachstumsverlauf zu sehen, aber diese erreichen nur noch geringe Höhe und Ausdehnung. Statt der fördernden Wirkung ist im Gegenteil überall die hemmende wahrzunehmen. Diese setzt gleich ein, wenn das Maximum der »Lichtwachstumsreaktion« vorbei ist.

Aus allen diesen Versuchen ergiebt sich das eine mit aller Klarheit, daß durch die Erhöhung des Lichtes eine typische Reaktion in der Pflanze ausgelöst wird und zwar besteht diese nicht allein in einer Einsenkung der Wachstumsgeschwindigkeit, sondern mit diesem Minimum ward immer ein Maximum verbunden. Wenn dieses vorbei ist, oft auch wohl schon mit diesem vereinigt, wird eine durchgreifende Förderung festgestellt. Außer der fördernden Komponente ist aber noch eine zweite, ebenfalls durch das Licht ausgelöste Komponente, eine

hemmende zu beachten, die je nach dem Entwicklungsstadium, in dem die Lichtänderung vorgenommen wurde, früher und stärker einsetzt. Diese beiden Komponenten beherrschen den weiteren Wachstumsverlauf, der durch die große Periode des Wachstums gekennzeichnet ist. Diese Wirkung, wir können sie im Gegensatz zu der ersten, der »Lichtwachstumsreaktion«, die wir die primäre nennen wollen, als die sekundäre bezeichnen, tritt uns also in der Veränderung des Maximums der großen Periode und dem Abschluß des Wachstums in die Erscheinung. Das Maximum der primären Reaktion gehört dabei zu dieser und nicht zur sekundären Wirkung.

Dabei ist es natürlich nicht ausgeschlossen, daß diese beiden Wirkungen in einem gewissen ursächlichen Zusammenhang stehen. Wir stellten fest, daß wenn eine Dunkelkultur in den ersten Entwicklungsstadien, wenn die Koleoptile nur eine geringe Größe hat, das Maximum der primären Lichtreaktion nur gering ist und eine entsprechend geringe Ausdehnung besitzt. Die dieser folgende Wirkung setzt in diesem Falle erst langsam ein und wird dann größer und größer. In einem je weiteren Entwicklungsstadium wir die Beleuchtung ausführen, um so deutlicher tritt die »Lichtwachstumsreaktion« hervor, das Minimum und das Maximum wird nun tiefer resp. höher und zugleich ausgedehnter. Die sekundäre Wirkung zeigt sich nun in einer stärkeren, aber geringer dauernden Förderung, oder was dasselbe ist, in einer früher und stärker einsetzenden Hemmung. Im absteigenden Ast der großen Periode schließlich ist nur noch eine primäre Wirkung festzustellen, diese hat aber unbekümmert um das Maximum der großen Periode weiter an Ausdehnung zugenommen. Von einer sekundären Wirkung ist nichts mehr zu erkennen. Es besteht allerdings in diesem Falle die Möglichkeit, daß die Förderung bei der zu erwartenden kurzen Ausdehnung in dem Maximum der primären Reaktion aufgeht. Wenn die sekundäre Wirkung nur in einer Veränderung der Ausschläge der großen Periode bestände, so wäre allerdings diese Annahme nicht gerechtfertigt. Leider wissen wir über die Ursachen und das Wesen der großen Periode so gut wie nichts. Vielleicht sind gerade solche Untersuchungen wie die vorliegenden imstande, uns zunächst einmal über diese eigene

Wachstumsweise weitere Aufklärung zu verschaffen. Wir müssen uns damit begnügen, mit allen Nachdruck gezeigt zu haben, wie in den verschiedenen Entwicklungsstadien der Koleoptile die Wirknng des Lichtes eine grundverschiedene ist und daß bei ähnlichen Untersuchungen auf die jeweilige Stimmung, auf den Tonus, die größte Rücksicht zu nehmen ist.

Was wir von einer Lichterhöhung sagten, gilt mutatis mutandis auch von einer Verringerung einer Beleuchtung. Auch hier stellten wir eine primäre und eine sekundäre Wirkung fest. Die primäre konnte allerdings nur unter gewissen Bedingungen gefunden werden und bestand nur in einem Anschwellen der Wachstumsgeschwindigkeit.

Eine weitere Frage ist noch die, welche Bedeutung der hier mitgeteilten Wirkung auf das Wachstum zukommt. Vogt (14) sieht in der primären Reaktion nur eine den Schreckbewegungen entsprechende Reaktion. Blaauw legt ihnen eine weit wichtigere Bedeutung bei. Die nach einseitiger Beleuchtung eintretende phototropische Krümmung soll durch diese Wirkung erklärt werden können. Zu dieser Auffassung kam Blaauw durch seine Untersuchungen an dem Sporangienträger von Phycomyces nitens und dem Hypokotyl von Helianthus globosus. Auf Grund der vorliegenden Ergebnisse läßt sich zu der Annahme Blaauws schwer Stellung nehmen. Ich kann hier auch auf eine solche verzichten, da ich in Kürze bei Behandlung der Frage nach der Wirkung ganz kurzer Belichtungszeiten auf diesen Gegenstand eingehender zurückkommen werde. Ich werde dort zeigen, daß sich die Auffassung Blaauws auch für Avena verteidigen läßt. Ich will hier nur darauf hinweisen, daß wie eine Lichterhöhung auch eine Verringerung derselben bei einseitiger Beleuchtung in Betracht gezogen werden muß. Letztere hat immer die entgegengesetzte Wirkung wie die erstere. Sollten die bei allseitiger Beleuchtung festgestellten Lichtwirkungen die bei einseitiger Beleuchtung auftretenden Krümmungen erklären können, so würden wir dann vielleicht auch die Erscheinung des sogenannten Autotropismusses auf solche Reaktionen zurückführen können. Ein Zurückkrümmen sollte, wenn die Annahme Blaauws zurecht besteht, die notwendige Folge des entgegengesetzten Verhaltens bei Lichterhöhung und Lichtverminderung

sein. Über diesen Gegenstand müssen weitere Untersuchungen Klarheit bringen.

Zusammenfassung.

Wenn wir auch die wichtigsten Ergebnisse dieses Abschnittes kurz zusammenfassen wollen, so können wir etwa das folgende sagen:

1. Die Endlänge der Koleoptile bei verschiedener während seiner Entwicklung zur Anwendung kommender Beleuchtungsstärke wurde abhängig gefunden von der Höhe und von der Wirkungszeit dieser. Es gilt der Satz: Je länger die geringste Beleuchtungsstärke wirkt und je geringer die Summe der zur Anwendung gelangenden Beleuchtungsstärken ist, um so größer wird die Koleoptile. Außerdem spielt aber auch die »Stimmung« der Koleoptile, in der Änderungen vorgenommen werden, eine große Rolle.

2. Die Frage, ob die Wirkung, die nach einer Herabsetzung der Beleuchtung eintritt, nur als eine Nachwirkung der vorhergegangenen stärkeren Beleuchtung aufzufassen sei, oder ob die Verringerung an sich eine Wirkung hervorzubringen vermag, wurde im letzteren Sinne beantwortet.

3. Nach einer Herabsetzung der Beleuchtung tritt zumeist auch eine Reaktion ein, die aber nur in einem Anschwellen des Wachstumswertes besteht. Das Maximum dieser wurde zu der gleichen Zeit gefunden, wo das Minimum bei der sogenannten »Lichtwachstumsreaktion« eintrat. Die Reaktion unterblieb bei der ersten Verringerung der bis dahin konstant gehaltenen Beleuchtungsstärke.

4. Die »Lichtwachstumsreaktion« besteht bei der Koleoptile von Avena sativa in einer Einsenkung mit nachfolgender Erhebung der Wachstumsgeschwindigkeit. Die Erhebung in dieser Reaktion ist nicht etwa das Maximum der großen Periode, wie man nach den Untersuchungen von Vogt, der nur mit Keimlingen arbeitete, die sich im Optimum der großen Periode befanden, annehmen kann. Der »Lichtwachstumsreaktion« folgt eine Förderung, die je nach dem Entwicklungszustand der Koleoptile, in der die Änderung vorgenommen

wurde, und nach der Größe der gegebenen Beleuchtungsstärke mehr oder weniger lang anhält. Diese »sekundäre« Wirkung wird vorteilhaft von der »primären«, der »Lichtwachstumsreaktion«, getrennt.

Literaturverzeichnis.

1. Atwood, W. M., A physiological study of the germination of Avena fatua. Bot. Gaz. 1914. **57.**
2. Blaauw, A. H., Licht und Wachstum I. Zeitschr. f. Bot. 1914, **6.**
3. —, Licht und Wachstum II. Zeitschr. f. Bot. 1915. **7.**
4. Fitting, H., Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Lehre des Etiolement. Jahrb. f. wiss. Bot. 1907. **45.**
5. Jakoby, H., Wirkung verschiedener Lichtintensität und Beleuchtungsdauer auf das Wachstum etiolierter Keimlinge. Sitzsber. d. Math.-Naturwiss. Kl. K. Ak. Wien. 1911. **120,** Abt. I.
6. —, Wachstumsreaktion von Keimlingen, hervorgerufen durch monochromatisches Licht. Rot. Sitzsber. d. Math.-Naturw. Kl. d. Ak. Wien. 1914. **123,** Abt. I.
7. —, Wachstumsreaktionen von Keimlingen, hervorgerufen durch monochromatisches Licht II. Blau u. Grün. Anz. d. K. Ak. Wien. Math.-Naturw. Kl. 1916. **53.**
8. Prantl, K., Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Blätter. Arb. Würz. Bot. Inst. 1873. **1.**
9. Sachs, J., Über den Einfluß der Lufttemperatur und des Tageslichtes auf die stündlichen und täglichen Änderungen des Längenwachstums (Streckung) der Internodien. Arb. Würz. Bot. Inst. 1872. **1.**
10. Schröder, H., Über die Einwirkung von Äthyläther auf Zuwachsbewegung. Flora. 1908. **99.**
11. Sierp, H., Über die Lichtquellen bei pflanzenphysiologischen Versuchen. Biol. Centralbl. 1918, **38.**
12. Stoppel, R., Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von Phaseolus multiflorus von verschiedenen Außenfaktoren. Zeitschr. f. Bot. 1916. **8.**
13. Stebler, F. G., Untersuchungen über das Blattwachstum. Jahrb. f. wiss. Bot. 1878. **11.**
14. Vogt, E., Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. 1915. **7.**
15. Vries, M. S. de, Über die Ursache des Auswachsens des Hypokotyls bei Keimlingen von Avena sativa. Rec. des Trav. Bot. Néerl. 1917. **14.**

Anhang.

Tabelle 1. Wachstum im Dunkeln.

	Durchschnittliche halbtägliche Wachstumsgeschwindigkeit										Temperatur		Feuchtigkeit	
	Pflanze									Durchschnitt				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1—7	Min.	Max.	Min.	Max.
1. Halbtag.	3,9	4,0	4,0	4,8	5,0	4,1	4,0	3,5	2,3	**4,2**	15,4	15,6	38	39
2. ,, (Nacht) . .	5,2	6,5	7,3	6,8	6,4	4,7	5,8	4,3	3,8	**6,1**	15,2	15,6	38	39
3. ,, ...	8,7	8,7	8,9	8,7	8,4	7,8	6,8	5,2	4,8	**8,0**	15,3	15,5	37	39
4. ,, (Nacht) . .	9,8	11,1	8,6	9,8	8,6	8,9	8,6	5,0	4,6	**9,3**	15,3	15,3	39	39

Tabelle 2. Wachstum im schwachen roten Licht.

	Durchschnittliche halbtägliche Wachstumsgeschwindigkeit											Temperatur		Feuchtigkeit	
	Pflanze										Durchschnitt				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1—8	Min.	Max.	Min.	Max.
1. Halbtag . . .	5,7	5,2	4,5	5,6	4,6	5,4	7,1	6,5	—	6,1	**5,6**	16,2	16,3	54	55
2. ,, (Nacht)	8,5	7,7	6,8	7,2	6,7	8,8	8,7	8,2	4,5	7,6	**7,8**	16,2	16,2	54	55
3. ,, . . .	10,4	10,0	10,1	9,6	7,3	11,2	9,5	10,0	5,4	**9,0**	**9,7**	16,2	16,4	53	55
4. ,, (Nacht)	12,1	11,1	10,4	8,9	8,9	10,1	12,8	9,7	7,5	8,9	**10,5**	16,4	16,4	53	54
5. ,, . . .	14,1	15,6	15,3	14,2	9,9	**15,8**	**15,2**	**14,8**	7,8	7,1	**14,3**	16,3	16,4	54	56
6. ,, (Nacht)	**16,9**	**17,6**	**16,5**	**15,4**	**11,7**	13,4	11,5	12,5	12,5	6,6	**14,4**	16,3	16,4	55	56
7. ,, . . .	11,5	5,7	8,6	8,3	6,5	6,3	2,8	4,1	12,3	5,1	**6,7**	16,3	16,4	54	56
8. ,, (Nacht)	3,0	1,6	1,2	1,0	3,3	0,5	—	0,4	**12,7**	3,7	**1,4**	16,3	16,4	55	56
9. ,, ...	—	—	—	—	1,4	—	—	—	9,0	3,2	—	16,5	16,5	51	54

Tabelle 3. Wachstum bei einer Beleuchtung von 16 M.-K.

	Durchschnittliche halbtägliche Wachstumsgeschwindigkeit											Temperatur		Feuchtigkeit	
	Pflanze										Durchschnitt 1—9				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		Min.	Max.	Min.	Max.
1. Halbtag . . .	5,0	7,1	7,0	4,7	5,2	5,0	5,0	4,7	4,8	—	**5,4**	16,5	16,5	54	57
2. „ (Nacht)	7,6	10,1	10,4	8,3	7,3	8,1	7,2	7,2	6,6	—	**8,1**	16,5	16,5	56	57
3. „ . . .	9,2	11,0	10,2	10,3	9,7	10,2	10,0	9,8	8,8	5,6	**9,9**	16,5	16,6	55,5	56
4. „ (Nacht)	12,3	13,5	12,0	12,3	**13,3**	**13,0**	**12,9**	**12,8**	**12,0**	8,7	**12,7**	16,6	16,6	55	55,5
5. „ . . .	**14,3**	**14,0**	**14,0**	**13,6**	11,5	12,3	12,0	11,5	11,8	7,6	**12,8**	16,6	16,6	54,5	56,5
6. „ (Nacht)	13,3	6,4	10,9	9,1	9,6	5,7	11,4	12,1	10,6	10,0	**10,0**	16,6	16,7	56,5	56,5
7. „ . . .	8,0	1,6	4,0	3,6	8,3	2,2	3,6	7,2	6,4	**10,8**	**4,9**	16,7	16,7	55	56,5
8. „ (Nacht)	2,8	—	1,5	—	2,9	—	0,9	1,1	1,6	7,8	**1,8**	16,7	16,7	55,5	56

Tabelle 4. Wachstum bei einer Beleuchtungsstärke von 500 M.-K.

	Durchschnittliche halbtägliche Wachstumsgeschwindigkeit											Temperatur		Feuchtigkeit	
	Pflanze										Durchschnitt 1—9				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		Min.	Max.	Min.	Max.
1. Halbtag . . .	7,0	7,5	6,5	6,0	7,3	7,1	6,3	6,1	5,7	4,4	**6,6**	17,45	17,45	52	53,5
2. „ (Nacht)	8,7	9,7	9,6	7,9	8,8	9,2	8,5	8,0	7,5	6,7	**8,7**	17,45	17,5	53	53
3. „ . . .	**12,0**	**11,8**	**11,1**	**10,5**	**10,1**	**9,8**	**9,7**	10,6	9,5	9,3	**10,6**	17,5	17,7	53,5	53,5
4. „ (Nacht)	8,5	9,3	8,5	9,0	7,8	8,0	8,7	**11,3**	**10,6**	11,2	**9,1**	17,6	17,7	53	53,5
5. „ . . .	7,6	7,3	7,8	7,7	6,0	6,2	9,0	9,8	10,2	**13,7**	**7,9**	17,6	17,7	52	53
6. „ (Nacht)	2,3	1,4	3,1	1,6	0,7	1,1	2,2	4,0	7,0	8,4	**2,6**	17,5	17,6	52	53,5
7. „ . . .	—	—	0,7	—	—	—	—	—	1,0	2,0	**0,8**	17,5	17,6	50	52

Tabelle 5. Wachstum bei einer Beleuchtungsstärke von 4000 M.-K.

	Durchschnittliche halbtägliche Wachstumsgeschwindigkeit						Temperatur		Feuchtigkeit	
	Pflanze					Durchschnitt	Min.	Max.	Min.	Max.
	1	2	3	4	5	1—5				
1. Halbtag	7,6	7,4	9,2	6,6	7,8	**7,7**	15,3	15,7	27,0	28,2
2. „ (Nacht)	**9,4**	**9,6**	**9,2**	**8,8**	**9,2**	**9,3**	15,7	15,7	27,0	28
3. „	5,3	5,4	5,2	4,8	5,2	**5,2**	15,6	15,7	25	26

Tabelle 6. Ein Halbtag schwaches, rotes Licht, dann 6 Halbtage 800 M.-K.

		Durchschnittliche halbtägliche Wachstumsgeschwindigkeit											Temperatur		Feuchtigkeit	
		Pflanze										Durchschnitt	Min.	Max.	Min.	Max.
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1—8				
schwach. rotes Licht	1. Halbtag	5,2	6,5	6,2	5,8	5,0	6,6	5,5	4,7	—	—	**5,6**	16,0	17,0	40	41
800 M.-K.	2. „ (Nacht)	8,4	9,4	9,5	10,3	10,0	10,8	8,4	8,6	5,1	—	**9,4**	17,0	17,0	39,5	40
	3. „	11,3	10,6	12,5	**12,4**	**12,4**	**12,0**	10,9	**11,5**	9,0	9,3	**11,7**	17,1	17,4	38	39
	4. „ (Nacht)	**11,9**	**10,9**	**13,4**	11,5	11,5	11,7	**11,0**	11,3	12,0	**12,3**	**11,7**	17,3	17,4	39	39
	5. „	8,2	8,4	8,8	7,5	7,4	7,4	3,3	9,5	**14,4**	11,5	**7,6**	17,1	17,3	35	37
	6. „ (Nacht)	4,0	2,2	3,5	2,5	1,1	2,2	0,4	5,0	12,0	11,2	**2,6**	16,9	17,1	35	35

Tabelle 7. 2 Halbtage schwaches rotes Licht, dann 5 Halbtage 800 M.-K.

		Halbtägliche durchschnittliche Wachstumsgeschwindigkeit											Temperatur		Feuchtigkeit	
		Pflanze										Durchschnitt	Min.	Max.	Min.	Max.
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1—9				
schwch. rotes Licht	1. Halbtag . . .	5,4	5,3	4,7	8,0	6,1	5,9	4,7	4,7	6,1	5,6	**5,6**	15,6	15,7	36	36
	2. „ (Nacht)	7,7	7,2	6,5	8,5	7,5	7,0	5,7	6,0	6,5	**9,1**	**7,0**	15,6	15,8	36	38
800 M.-K.	3. „ . . .	**10,5**	10,5	10,2	**11,1**	**11,0**	10,7	9,6	**10,1**	**12,0**	8,8	**10,7**	15,6	16,8	35,5	37
	4. „ (Nacht)	10,3	**11,3**	**10,6**	7,0	10,3	**10,9**	**11,0**	9,6	10,8	4,1	**10,3**	16,4	16,8	33	36
	5. „ . . .	10,1	10,5	9,7	7,4	8,0	9,0	10,5	8,0	9,0	1,0	**9,1**	16,6	16,8	32	34
	6. „ (Nacht)	7,8	6,2	6,8	2,5	3,7	5,8	7,5	7,7	5,2	0,4	**5,7**	16,6	16,6	30	32
	7. „ . . .	2,2	1,0	1,3	0,4	0,3	0,4	2,0	2,0	0,6	—	**1,1**	16,6	16,6	31	31

Tabelle 8. 4 Halbtage schwaches rotes Licht, dann 3 Halbtage 800 M.-K.

		Halbtägliche durchschnittliche Wachstumsgeschwindigkeit											Temperatur		Feuchtigkeit	
		Pflanze										Durchschnitt	Min.	Max.	Min.	Max.
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1—10				
schwaches rotes Licht	1. Halbtag . . .	5,6	5,5	5,7	6,0	5,2	5,3	4,8	5,6	5,3	5,4	**5,6**	15,0	15,2	32	32
	2. „ (Nacht)	6,8	7,4	7,3	7,8	6,4	6,0	6,5	6,8	7,5	7,2	**6,9**	15,2	15,6	32	34
	3. „ . . .	8,8	8,6	9,2	10,2	7,6	8,6	8,9	8,6	9,5	7,9	**8,8**	15,1	15,2	32	35
	4. „ (Nacht)	10,8	10,4	11,0	11,5	9,8	8,8	10,5	8,6	11,0	8,9	**10,1**	15,0	15,2	31,5	32
800 M.-K.	5. „ . . .	**12,6**	**13,0**	**12,4**	**12,5**	**14,3**	**11,5**	**11,6**	**10,6**	**12,2**	**10,5**	**12,1**	15,6	16,1	31	32,5
	6. „ (Nacht)	9,4	8,6	7,7	6,8	9,4	5,0	6,1	6,7	6,8	6,0	**7,2**	16,1	16,2	32	32,5
	7. „ . . .	5,5	3,8	3,6	3,1	6,2	3,1	4,2	4,8	4,2	2,0	**3,8**	16,2	16,2	32	32

Tabelle 9. 2 Halbtage 30 M.-K., dann 3 Halbtage 800 M.-K.

	Halbtägliche durchschnittliche Wachstumsgeschwindigkiet									Temperatur		Feuchtigkeit	
	Pflanze								Durchschnitt				
	1	2	3	4	5	6	7	8	1—8	Min.	Max.	Min.	Max.
30 M.-K. 1. Halbtag (Nacht)	3,6	6,4	6,1	5,8	5,4	5,8	4,3	6,2	**5,6**	17,0	17,1	55,0	56,5
2. „	6,7	9,1	9,4	8,3	8,3	8,4	6,8	9,3	**8,2**	17,0	17,1	55,0	57,0
800 M.-K. 3. „ (Nacht)	**11,4**	**14,1**	**14,2**	**14,4**	**11,0**	**13,5**	**14,1**	**13,8**	**13,0**	17,1	17,8	56,0	57,0
4. „	10,3	10,4	8,2	7,0	7,4	7,0	9,2	8,9	**8,5**	17,85	18,1	51,0	52,0
5. „ (Nacht)	8,2	7,1	2,5	4,0	2,0	7,0	2,5	5,7	**5,0**	18,1	18,1	49	50

Tabelle 10. 4 Halbtage 30 M.-K., dann 800 M.-K.

	Halbtägliche durchschnittliche Wachstumsgeschwindigkeit											Temperatur		Feuchtigkeit	
	Pflanze										Durchschnitt				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1—10	Min.	Max.	Min.	Max.
30 M.-K. 1. Halbtag (Nacht)	5,4	4,4	4,5	6,0	5,2	5,6	4,4	6,8	5,7	5,7	**5,4**	17,2	17,3	59	60
2. „	7,5	7,5	8,0	8,3	8,2	7,7	7,0	9,2	7,6	7,8	**7,9**	17,3	17,3	59,3	59,5
3. „ (Nacht)	12,5	11,5	11,9	12,4	12,2	11,4	11,2	11,9	11,5	12,1	**11,8**	17,2	17,3	59,3	60
4. „	**14,0**	14,1	12,5	**14,2**	14,7	**14,7**	**13,8**	**13,9**	**13,5**	**13,3**	**13,9**	17,2	17,2	60	60
800 M.-K. 5. „ (Nacht)	12,9	**15,1**	**14,0**	10,0	**15,7**	11,5	9,8	12,0	10,2	10,7	**12,2**	17,7	18,3	58,5	60
6. „	5,2	4,3	3,7	5,4	2,2	6,4	5,8	4,0	2,2	4,0	**4,3**	18,3	18,3	58,5	59

Tabelle 11. 2 Halbtage 500 M.-K., dann dunkel.

		Halbtägliche durchschnittliche Wachstumsgeschwindigkeit											Temperatur		Feuchtigkeit	
		Pflanze										Durchschnitt	Min.	Max.	Min.	Max.
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1—9				
500 M.-K.	1. Halbtag . . .	6,8	5,0	6,4	6,2	5,1	5,0	8,3	5,3	5,8	—	**6,0**	17,3	17,5	54,5	55
	2. „ (Nacht)	10,5	7,3	9,1	10,7	7,8	7,6	9,5	8,0	8,9	—	**8,8**	17,3	17,4	53	54
dunkel	3. „	8,8	6,0	6,4	8,2	5,9	6,7	6,6	6,4	7,5	4,0	**7,0**	17,1	17,3	49	51
	4. „ (Nacht)	9,2	7,6	8,2	6,0	6,0	7,5	6,7	7,1	5,7	4,7	**7,1**	17,2	17,35	50	51
	5. „	**10,9**	8,2	**8,5**	8,2	**7,9**	9,0	**8,0**	8,7	9,0	**7,3**	**8,7**	17,25	17,35	52	53
	6. „ (Nacht)	9,1	12,1	6,2	**10,0**	7,4	**13,0**	7,0	**8,8**	**12,2**	7,7	**9,4**	17,2	17,25	52	52,5
	7. „	5,3	**14,4**	2,5	7,0	3,2	9,7	3,2	4,4	3,6	9,0	**5,9**	17,3	17,3	51	52
	8. „ (Nacht)	2,3	11,3	0,5	0,5	—	3,5	0,5	1,7	1,3	9,3	**2,7**	17,3	17,45	50	51
	9. „	1,7	4,8	—	—	—	0,5	—	—	—	6,9	**2,3**	17,35	17,45	50	51

Tabelle 12. 1 Halbtag 500 M.-K., dann dunkel.

		Halbtägliche durchschnittliche Wachstumsgeschwindigkeit											Temperatur		Feuchtigkeit	
		Pflanze										Durchschnitt	Min.	Max.	Min.	Max.
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1—10				
500 M.-K.	1. Halbtag (Nacht)	7,3	6.8	6,4	7,5	5,7	6,5	5,1	6,3	8,3	7,5	**6,7**	17,0	17,1	58	58
dunkel	1. Halbtag 1. Hälfte 8^0a-2^0p	6,8	6,5	6,0	7,3	5,8	6,3	5,0	6,0	7,0	7,2	**6,4** } **6,5**	17,1	17,2	57	58
	2. Hälfte 2^0p-8^0p	7,0	6,5	6,2	7,5	6,0	6,8	5,5	6,0	7,2	7,4	**6,6**	17,1	17,2	57	58
	3. Halbtag (Nacht)	7,8	7,0	8,0	8,4	6,0	7,8	6,5	7,5	8,8	9,0	**7,7**	17,2	17,3	58	58
	4. „	10,3	8,8	10,2	10,3	9,5	10,8	9,0	8,7	10,3	10,5	**9,8**	17,2	17,3	58	60
	5. „ (Nacht)	12,5	**12,3**	**13,0**	12,9	12,0	13,5	12,0	**13,3**	12,2	**13,0**	**12,6**	17,2	17,4	60	60
	6. „	**13,0**	11,5	10,5	**13,8**	**13,5**	**14,4**	**12,8**	11,5	**13,8**	9,1	**12,4**	17,1	17,4	59	60
	7. „ (Nacht)	8,0	6,4	4,0	9,4	8,7	6,4	3,6	6,8	9,2	3,6	**6,6**	17,1	17,4	58	59
	8. „	2,6	1,2	0,8	3,8	2,0	1,8	—	0,9	3,6	0,8	**1,9**	17,3	17,4	58	58
	9. „ (Nacht)	1,8	[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	—	—	—	0,5	—	**1,1**	17,0	17,4	58	58

Tabelle 13. 2 Halbtage 800 M.-K., dann dunkel.

		Zeitintervall	Wachstumsgeschwindigkeit												Temperatur	Feuchtigkeit
			Pflanze										Durchschnitt 1–9			
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10				
800 M.-K.	1. Halbtag . . .	$10a^{50}—9^{5}p$	6,1	5,9	7,2	7,7	7,3	6,7	8,0	7,3	6,5	4,2	**7,0**		16,3	37
	2. „ (Nacht)	$9p^{5}—9^{15}a$	9,3	7,2	7,8	11,8	10,6	8,2	10,9	8,5	9,0	5,3	**9,2**		16,4	38
	3. „	$9^{15}—10^{55}$	**10,0**	8,5	9,0	11,5	11,0	9,0	9,0	9,0	10,5	5,3	**9,7**		16,4	37,5
dunkel		$10^{55}—12^{45}$	9,0	9,5	9,0	11,5	12,0	8,0	9,0	10,0	8,0	6,0	**9,5**		16,0	38,5
		$12^{45}—2^{45}$	8,3	7,5	6,2	6,7	8,3	5,0	6,7	9,2	6,7	5,0	**7,2**	**6,9**	15,7	39
		$2^{45}—4^{35}$	5,5	7,3	5,0	4,6	5,5	4,6	6,4	6,4	6,4	3,6	**5,7**		15,6	39
		$4^{35}—6^{5}$	4,4	5,5	5,5	4,4	5,5	4,4	4,4	7,7	4,4	3,3	**5,2**		15,7	39
		$6^{5}—8^{35}$	3,3	8,0	6,6	5,3	6,6	4,7	6,0	6,0	3,3	4,0	**5,5**		15,7	39
	4. „ (Nacht)	$8^{35}p—8^{55}a$	4,9	8,3	7,6	6,1	**6,8**	5,7	7,1	7,4	8,1	2,2	**7,0**		15,7	40
	5. „	$8^{55}—12^{35}$	8,2	**10,0**	**10,5**	7,9	6,7	9,6	9,1	9,6	7,8	4,6	**8,8**		15,75	39
		$12^{35}—2^{55}$	**8,5**	9,3	8,5	8,5	5,7	10,7	10,0	12,2	7,2	4,5	**9,0**	**8,7**	15,8	39
		$2^{55}—5^{5}$	7,7	**12,0**	**11,5**	**13,5**	5,4	**13,1**	**11,5**	**13,1**	**10,8**	4,6	**10,9**		15,8	39
		$5^{5}—8^{25}$	5,0	8,5	10,5	5,0	3,0	7,5	7,5	8,0	7,0	4,0	**7,0**		15,8	39
	6. „ (Nacht)	$8^{25}p—9^{5}a$	3,3	7,1	4,2	3,0	1,7	5,0	5,0	7,1	5,1	3,8	**4,6**		15,8	39
	7. „	$9^{5}—5^{40}$	2,2	**11,6**	7,2	0,7	0,7	3,7	3,0	5,2	2,8	5,8	**3,6**		15,8	40

Tabelle 14. 4 Halbtage, 16 M.-K., dann dunkel.

		Halbtägliche durchschnittliche Wachstumsgeschwindigkeit											Temperatur		Feuchtigkeit	
		Pflanze										Durchschnitt	Min.	Max.	Min.	Max.
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1—10				
16 M.-K.	1. Halbtag . . .	5,9	6,0	4,1	4,6	6,0	5,4	5,0	6,4	4,9	6,0	**5,4**	16,7	16,8	57	57
	2. ,, (Nacht)	7,7	7,4	6,7	6,5	8,2	7,0	6,6	8,3	7,5	7,6	**7,4**	16,7	16,8	57	57
	3. ,, ...	10,3	9,3	8,4	9,0	9,1	9,1	9,1	11,2	9,1	8,3	**9,3**	16,5	16,6	56	58
	4. ,, (Nachs)	12,7	12,5	12,0	11,0	**13,5**	11,0	**12,0**	13,5	11,5	12,0	**12,1**	16,5	16,5	57	58
dunkel	5. ,, ...	12,9	**12,8**	11,7	10,1	13,1	10,5	10,8	13,1	13,3	12,5	**12,1**	16,5	16,6	57	58
	6. ,, (Nacht)	**15,6**	9,8	13,6	**14,1**	11,9	**12,0**	11,7	**14,4**	**16,4**	**13,3**	**13,8**	16,5	16,5	57	57
	7. ,, ...	8,4	3,2	13,8	8,2	4,8	4,8	9,1	7,0	12,0	8,6	**7,9**	16,4	16,5	56,5	57
	8. ,, (Nacht)	3,7	1,1	**14,2**	4,5	2,1	2,1	7,1	2,4	5,1	2,7	**4,5**	16,4	16,4	56,5	56,5
	9. ,, ...	—	—	4,3	—	—	—	2,3	—	—	—	**3,3**	16,3	16,4	56	57

Tabelle 15. 2 Halbtage 800 M.-K., dann 42 M.-K.

		Zeitintervall	Wachstumsgeschwindigkeit									Temperatur	Feuchtigkeit
			Pflanze								Durchschnitt		
			1	2	3	4	5	6	7	8			
800 M.-K.	1. Halbtag	$12^{40}-8^{40}$	8,7	8,9	7,9	6,5	6,2	8,2	6,2	—	**7,6**	17,7	56,5
	2. ,, (Nacht)	8^{40}p-8^{30}a	10,0	10,7	9,3	8,8	9,1	9,4	7,4	5,4	**9,2**	17,6	57,5
42 M.-K.	3. ,, ...	$8^{30}-11^{20}$	11,6	9,3	10,8	9,6	10,0	10,6	7,7	6,0	**10,0**	17,6	59
		$11^{20}-3^{10}$	7,6	6,3	6,8	5,2	7,2	5,6	8,0	5,0	**6,7** } **7,3**	17,2	60
		$3^{10}-7^{10}$	8,0	6,2	6,8	2,2	7,5	6,2	7,7	6,2	**6,3**	17,3	60
	4. ,, (Nacht)	7^{10}p-8^{40}a	**10,4**	**8,0**	8 6	8,6	**10,2**	**6,5**	7,2	6,0	**8,2**	17,2	60
	5. ,, ...	$8^{40}-12^{20}$	8,7	6,8	**10,0**	9,8	7,9	6,3	**10,3**	7,9	**8,3**	17,2	60
		$12^{20}-3^{10}$	7,1	5,8	10,0	9,5	6,9	3,8	9,8	5,6	**7,5** } **7,1**	17,2	60
		$3^{10}-8^{20}$	4,0	3,7	5,0	9,0	6,4	1,5	9,1	6,9	**5,5**	17,2	60
	6. ,, (Nacht)	8^{20}p-9^{40}a	0,8	0,5	1,4	**10,4**	2,5	0,4	5,0	9,9	**3,0**	17,1	59

Tabelle 16. 2 Halbtage 16 M.-K., 3½ Stunden 500 M.-K., dann 16 M.-K.

		Zeitintervall	Wachstumsgeschwindigkeit									Tem-peratur	Feuchtigkeit
			Pflanze							Durchschnitt 1—7			
			1	2	3	4	5	6	7				
16 M.-K.	1. Halbtag	$8^{20}a-8^{40}p$	5,4	4,4	5,6	5,2	7,7	6,0	4,6	**5,5**		16,4	54
	2. ,, (Nacht) . .	$8^{40}p-8^{0}a$	6,8	7,0	8,3	7,5	10,1	9,5	6,6	**8,0**		16,2	54
	3. ,, ...	$8^{0}-9^{40}$	9,5	8,0	8,5	8,0	11,5	9,5	9,5	**9,2**		16,3	55
500 M.-K.		$9^{40}-11^{20}$	8,0	7,5	8,5	9,5	8,5	9,5	8,5	**8,5**		16,8	53
		$11^{20}-1^{0}$	11,0	10,0	14,0	12,5	12,0	10,5	11,5	**11,5**		16,8	53
16 M.-K.		$1^{0}-2^{40}$	8,5	9,5	13,0	13,0	10,5	10,5	10,5	**10,8**	**10,2**	16,5	54
		$2^{40}-4^{20}$	9,0	9,5	11,0	11,5	10,5	9,5	10,0	**10,1**		16,4	54
		$4^{20}-6^{0}$	9,5	9,5	10,5	12,0	10,0	9,5	10,5	**10,2**		16,3	54
		$6^{0}-8^{0}$	11,7	10,1	11,8	11,5	11,8	9,8	10,1	**11,0**		16,3	54
	4. ,, (Nacht) . .	$8^{0}p-8^{0}a$	13,5	12,3	12,0	13,0	12,8	12,0	10,5	**12,3**		16,3	53
	5. ,, ...	$8^{0}a-8^{30}p$	12,8	8,4	9,3	8,3	11,4	7,9	12,3	**10,0**		16,3	51
	6. ,, (Nacht) . .	$8^{30}p-7^{30}a$	10,2	5,3	8,3	2,6	7,2	4,0	7,8	**6,5**		16,3	51
	7. ,, ...	$7^{30}a-8^{0}p$	6,5	1,5	2,5	—	1,0	—	4,5	**3,2**		16,5	51

Besprechungen.

Paravicini, E., Zur Frage des Zellkerns der Bakterien.
Centralbl. f. Bakteriol. II. Abt. 1918. **48**, 337.

Verf. fand in den von ihm untersuchten Bakterien (Bacillus mycoides, B. megaterium und Bacterium aerogenes) durch Fixierung mit Chromosmiumessigsäure in natürlicher Lage (Agarkultur auf Objektträgern) und Färbung mit Hämatoxylin nach Heidenhein Gebilde, die er für Zellkerne hält. Bei der gewöhnlichen Art der Präparation der Bakterien werden diese Körper, die bisher nur Arthur Meyer richtig unterschieden hat, infolge der Schrumpfung der Protoplasten ununterscheidbar. Für ihre Kernnatur spricht ihr Färbevermögen, ihre Lage in der Zelle, das Verhältnis der Größe zwischen ihnen und der Zelle, ihr Verhalten bei der Sporenbildung und bei der Zellteilung. Bei den beiden untersuchten sporenbildenden Arten sind die in den Präparaten von einer schmalen hellen Zone umgebenen Kerne in Einzahl, bei der dritten Art zu je 6 in der ruhenden Zelle vorhanden. Der Zellteilung geht eine Zweiteilung der Kerne voraus, so daß vor der Zellteilung die Zellen zwei- bzw. zwölfkernig werden. Die beiden Kerne der sporenbildenden Arten weichen während der Längsstreckung der Zelle auseinander und begeben sich an die Enden der Zelle, worauf die Vakuolen verschmelzen und die Querwand sich bildet. Bei Bacterium aerogenes lagern sich die 12 Kerne der sich teilenden Zelle so, daß jede Tochterzelle wieder sechskernig wird.

Die Mitteilung ist wohl als eine vorläufige anzusehen, der eine ausführlichere Arbeit folgen wird, in der die Untersuchung auch auf weitere Formen ausgedehnt ist. Erst dann wird sich klarer sehen lassen, ob in der Tat, wie man wünschen möchte, dem Verf. in der Deutung der von ihm gefundenen Gebilde zuzustimmen ist. Leider sind die »Kerne« so klein, daß die Frage, ob der Bau dem der bekannten Zellkerne analog ist, noch nicht beantwortet werden konnte.

Behrens.

Meyerhof, O., Untersuchungen über den Atmungsvorgang nitrifizierender Bakterien. I. Die Atmung des Nitratbildners.

Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. 1916. **164,** 353.

—, —, II. Beeinflussung der Atmung des Nitratbildners durch chemische Substanzen.

Ebenda. 1916. **165,** 229.

—, —, III. Die Atmung des Nitritbildners und ihre Beeinflussung durch chemische Substanzen.

Ebenda. 1917. **166,** 240.

Auf die wichtigen, auch methodisch bemerkenswerten Arbeiten des Verf.s über die Atmung der nitrifizierenden Bakterien hinzuweisen, ist um so mehr angebracht, als sie an einem Orte erschienen sind, wo pflanzenphysiologische Arbeiten im allgemeinen nicht gesucht werden.

Verf. bestätigt auf Grund exakter Untersuchungen, daß die Atmung der Nitrifizierenden, wie schon Winogradsky und Godlewski wahrscheinlich machten, an der Oxydation des Stickstoffs besteht. Auf Grund gleichzeitiger Messung des Nitritverbrauchs bzw. der Nitritansammlung und des Sauerstoffverbrauchs ließ sich der Nachweis führen, daß die wechselseitigen Beziehungen zwischen den Ausgangsstoffen und den Endprodukten der Atmung sich ausdrücken lassen durch die Gleichungen:

$$NO_2Na + O = NO_3Na,$$
$$NH_3 + 3\,O = NO_2H + H_2O.$$

Ein geringer Minderverbrauch an Sauerstoff (2%) beim Nitratbildner ist ungezwungen auf die Sauerstoffbildung beim Assimilationsprozeß zurückzuführen, die von derselben Größenordnung ist. In den Stoffwechsel werden nur Nitritionen hineingezogen. Die Quelle des Kohlenstoffs ist die in der Kulturflüssigkeit gelöste CO_2.

Die Atmung und das Wachstum der Nitrifizierenden wird durch Durchleiten von Luft durch die Kulturflüssigkeit (im wesentlichen die Winogradskyschen Nährlösungen) außerordentlich gefördert, derart, daß man bei optimaler Konzentration der Nährlösung in Flüssigkeitskulturen des Nitratbildners einen Umsatz von 4 bis 5 g Natriumnitrit, infolge des Nitritbildners einen Umsatz von 4 g Ammonsulfat erhalten kann. Erniedrigung des Sauerstoffdrucks setzt die Atmung herab. In reinem Sauerstoff werden auch die Organismen selbst geschädigt. Die optimale Wasserstoffionen-Konzentration liegt für den Nitratbildner zwischen $p_H = \pm 8{,}3$ bzw. 9,3, was die Notwendigkeit der Gegenwart von Alkalikarbonat für die C-Assimilation erklärt: Ist doch für Natriumbikarbonat eben 8,4. Beim Nitritbildner liegt das Atmungsoptimum der

Wasserstoffionen-Konzentration bei $p_H = 8,4 — 8,8$. Von einem gewissen optimalen Gehalt an Nitrit oder Ammoniak anfällt die Atmung mit der Steigerung der Konzentration. Die Atmung des Nitritbildners wird bei $^1/_{10}$ Mol. NH_4-Gehalt nahezu Null, wobei sich nicht sicher entscheiden läßt, ob es auf die NH_3-Konzentration oder auf den Gehalt an NH_4-Salz ankommt, obwohl dies wahrscheinlicher ist. Auch bei einem Gehalt an $^1/_4$ mol. Nitrit kommt die Oxydation des Ammoniaks zum Stillstand, wesentlich infolge der Hemmung von Wachstum und Atmung des Nitritbildners durch das NO_2-Ion. Durch Narkotika wird die Oxydation des Nitrits durch den Nitratbildner ähnlich beeinflußt wie die Atmung höherer Organismen. Die bereits von Winogradsky beobachtete Hemmung der Nitritbildung durch Ammonsalze beruht, wie Verf. nachweist, auf der Gegenwart von freiem Ammoniak.

Die von Winogradsky bereits beobachtete Hemmung des Wachstums vom Nitratbildner durch gelöste organische Substanzen, wie z. B. Glukose, erstreckt sich, wenigstens in kürzerer Zeit, keineswegs auf die Atmungstätigkeit. So wird das Wachstum des Nitratbildners bereits durch einen Glukosegehalt der Nährlösung von $^1/_{400}$ Mol. gehemmt, die Atmung noch nicht bei einem Gehalt von $^1/_3$ Mol. Ähnlich verhält sich der Nitritbildner gegenüber stickstoffreien organischen Stoffen, während die Aminoverbindungen auch der Atmung außerordentlich schädlich sind; am giftigsten sind Nitrosodimethylanilin und Paraphenylendiamin. Alkalisalze mit wenig Ausnahmen, die insbesondere die Nitrite und den sehr giftigen Borax umfassen, hemmen die Nitratbildung wenig, während der Stoffwechsel des Nitritbildners durch die Kationen Na, K, Rb, Li, Cs, Mg weitgehend geschwächt wird. Dabei werden aber die Cs- und Li-Ionen durch Mg weitgehend entgiftet. Erdalkalien wirken stärker hemmend als Alkalien. Schwermetalle sind gegenüber dem Nitritbildner weit giftiger als gegenüber der Nitratbildung.

Es ist unmöglich, die wichtigen Ergebnisse der Arbeiten in einem Referat auch nur annähernd vollständig anzudeuten. Der Leser muß vielmehr auf das Studium der Originale verwiesen werden.

Behrens.

Schmidt, G., Zur Kenntnis der Oscillarienbewegung.
Flora. N. F. 1918. **11,** 327.

Der Mechanismus der Oscillarienbewegung hat bisher noch nicht vollständig aufgeklärt werden können. Fechner hat letzthin (1915) auf Grund eingehender Beobachtungen die Hypothese aufgestellt, daß die Bewegung infolge der Ausscheidung eines Schleimes an beiden Enden des Oscillarienfadens stattfindet. Der vermutlich anisotrope Schleim

verquillt hauptsächlich in der Fadenrichtung, und die Bewegung erfolgt in der Richtung desjenigen Fadenendes, an welchem die stärkere Schleimabsonderung stattfindet. — Der Verf. hat schon 1912—13 Untersuchungen über die Oscillarienbewegung angestellt, die aber vor ihrer Beendigung unterbrochen und infolge der Zeitverhältnisse nicht wieder aufgenommen werden konnten. Es läßt sich an diesen jetzt veröffentlichten Beobachtungen und Ausführungen vielfach ihre aphoristische Art nicht verkennen.

Für die Metkodik scheint es weniger bedenklich, wie es der Verf. meint, daß als Unterlagen der kriechenden Fäden das Glas des Objektträgers und Agargallerte statt der chemisch einwandfreien Kieselgallerte benutzt wurden, als daß stets mit aufgelegtem Deckglas beobachtet wurde. Der Druck des Deckglases dürfte zu wesentlichen Störungen in der Bewegung Veranlassung gegeben haben. Wenn z. B. nach Erschütterungen eine Beschleunigung der Bewegung beobachtet wird, läßt sich nicht erkennen, ob dies nicht durch eine geringe Druckverlagerung des Deckglases mitbewirkt wird. Außer des Einflusses der Erschütterung wird noch der Einfluß dei Erwärmung auf die Geschwindigkeit der Bewegung genauer untersucht.

Der Hauptteil der Arbeit ist aber der Art der Bewegung und ihrer Mechanik gewidmet. Obgleich der Verf. anerkennt, daß »die Fechnersche Hypothese viel für sich hat und bis in Einzelheiten glänzend durchgeführt ist«, meint er, daß sie für die von ihm gemachten Beobachtungen nicht ausreicht. Er will vielmehr den Nachweis führen, daß jedes Teilstück des Oscillarienfadens eine selbständige Bewegung hat, und auch im unverletzten Faden die Teile selbständig arbeiten. — Daß bei anfänglich gekrümmtem Faden die Fadenteile anscheinend verschieden gerichtete Bewegungen einschlagen, läßt sich, wie Verf. selbst zugibt, auch durch den Ausgleich der dem elastischen Faden aufgezwungenen Krümmung erklären. — Im zerschnittenen Faden wandern alle Teilstücke mit verschiedener Geschwindigkeit und Richtung weiter. Da Zeitangaben nicht gemacht werden, läßt sich für diese wichtige Versuchsanstellung nicht erkennen, ob wirklich ein länger andauerndes Weiterkriechen der inneren Teilstücke stattgefunden hat, während die anfängliche Fortbewegung auch nach der Fechnerschen Theorie notwendig war. Andererseits zeigt die, wohl in jeder Oscillarien-Kultur zu beobachtende Bewegung von Oscillarienstücken ohne ausgesprochene Spitzenzelle, daß jede Fadenzelle die angenommene Bewegungsfunktion der Endzelle übernehmen kann. — Bei Einwirkung von Jodlösung auf das vorwärtskriechende Fadenende soll dasselbe stehen bleiben, das Hinterende weiterkriechen. Da der Verf. nichts von der von Fechner

ausführlich beschriebenen, bei starken chemischen Reizungen stets eintretenden Kontraktion des Oscillarienfadens erwähnt, ist seine Beobachtung unbrauchbar. — Das Gleiche gilt zum Teil von seinen Beobachtungen über den Einfluß starken Bogenlichtes auf das vorwärtskriechende Fadenende. Hierbei wird besonders auf die dabei stets eintretende Schleifenbildung Wert gelegt. Diese Schleifenbildung, welche Fechner vielfach bei den chemischen Reizungen erhält, wird von diesem in einleuchtender Weise als Folge einer entgegengesetzt gerichteten starken Bewegung beider Fadenenden erklärt und dürfte auch für alle an dieser Stelle angeführten Beobachtungen ausreichen. Keineswegs dürfte sie, wie der Verf. erklärt, als »eindeutiger Beweis« dafür gelten, daß Teile des Oscillarienfadens gegeneinander zu arbeiten vermögen.

Am wichtigsten erscheint die leider nur ganz kurz erwähnte Krümmung von Symploca muscorum bei heliotropischer Reizung, welche in weniger ausgeprägter Form auch schon von Pieper und Nienburg an anderen Oscillarien beobachtet wurde. Die eingehende Analyse dieser Krümmungen wäre sicherlich geeignet, tiefer in die Bewegungsart der Oscillarien einzudringen.

Vorläufig jedenfalls erscheint die vom Verf. auf Grund seiner Beobachtungen aufgestellte Hypothese wenig begründet, und auch mechanisch wenig verständlich, daß »das Protoplasma den schraubigen Bewegungsverlauf des Schleimes, der von ihm ausgeschieden wird, auch veranlaßt, entweder durch schraubige Bewegungswellen innerhalb der Zellen oder durch eine fortdauernde schraubenförmige Reizfortleitung, die entsprechende Schleimbildung auslöst und Schleim durch die Membran nach außen sendet«. — Vielmehr erscheint dem Ref. auch jetzt noch die Fechnersche Hypothese als einleuchtendste, wenn sie auch sicherlich noch keine völlige Lösung des Bewegungsproblems der Oscillarien gibt. Werner Magnus.

Pascher, A., Über amoeboide Gameten, Amoebozygoten und diploide Plasmodien bei einer Chlamydomonadine.
Ber. d. Botan. Gesellschaft. 1918. **36**, 352—358.

—, Über die Myxomyceten.
Ebenda. 359—380.

Bei einer Art der Gattung Chlamydomonas hat der Verf. folgende Beobachtungen gemacht: Die Zellen bilden acht kleine Gameten, die vor der Kopulation als Amoeben herumkriechen und dann paarweise verschmelzen. Auch diese Zygote bewegt sich noch als Amoebe, bevor sie sich in einer stacheligen Haut encystiert. Bisweilen aber zeigen

die Zygoten die Neigung, noch weiter zu fusionieren. So entstehen, wie der Verf. sagt, »Plasmodien«, in denen aber jede Doppelamoebe noch an den paarweise nebeneinanderliegenden Chromatophoren und Stigmen zu erkennen ist. »Die Kerne lagern sich sehr bald aneinander und verschmelzen, wenigstens äußerlich, sehr bald.« Einmal bestand ein solches Plasmodium aus 31 Amoebozygoten. Nahrung nehmen sie nicht auf, sondern sie encystieren sich nach kurzer Zeit; sehr viele gingen zugrunde. In zwei Fällen hat der Verf. eine normale Keimung beobachtet, in einem Falle lieferte die Cyste abnorme Schwärmer.

Man kann gegen diese offenbar gewaltsame Deutung des Vorganges folgendes einwenden: Was hier vorliegt, ist wohl eine abnorme Zygotenbildung. Wenn die Fusionsneigung erwacht ist, so erstreckt sie sich oft nicht auf zwei, sondern auf mehr Individuen und hält auch nach der Fusion an. Das ist bei Infusorien lange bekannt und auch bei Myxomyceten, Ustilagineen, Hefen, usw. zu beobachten. Für die noch wenig erforschte Reizphysiologie dieser Prozesse ist ein solches Verhalten gewiß von Interesse. Es liegt aber kein Anlaß vor, solche Riesencysten Plasmodien zu nennen. Ein Plasmodium ist ein Vegetationskörper, in dem die Plasmaströmungen, die in jeder Zelle beobachtet werden können, in einseitiger aber großartiger Weise zu einem Bewegungsapparat entwickelt worden sind. Die Zygoten sind doch überhaupt keine vegetativen Organe. Auch diploid sind sie nicht. Denn wenn die Kerne »wenigstens äußerlich« verschmelzen, so bleiben sie eben selbständig. Die in der Zygote erfolgende Fusion ist nur für die Einleitung der Reduktionsteilung bestimmt. Die diploiden Plasmodien sind also weder Plasmodien noch diploid.

Die Auffindung dieser Plasmodien gibt dem Verf. Anlaß, in einem zweiten Aufsatz seine Ansichten über die Phylogenie der Myxomyceten ausführlich zu entwickeln. Die Schleimpilze haben in ihrer Jugend Schwärmer. Wenn die Grünalgen Schwärmer ausbilden, so sehen diese ganz den Chlamydomonaden, ihren Vorfahren, ähnlich, ebenso gleichen die Schwärmer der Chrysophyceen den Chrysomonaden, die der Dinophyceen den Gymnodinien. Wenn also die Myxomycetenschwärmer in ihrem Bau an gewisse Flagellaten erinnern, wie Spongomonas und andere aus der Gruppe der Rhizomastiginen, so sind sie von diesen Flagellaten abzuleiten.

Andererseits ist für die Myxomyceten der Besitz der Plasmodien kennzeichnend. Bei vielen Flagellaten läßt sich nun die Neigung zu rhizopodialer Struktur nachweisen. Der Verf. wiederholt hier noch einmal seinen Bericht über den Zusammenhang zwischen Flagellaten und Rhizopoden. Unter den Chrysomonaden ist es namentlich die

Gattung Myxochryris, die nach seiner Ansicht richtige Plasmodien bildet. Allerdings ist dieses Plasmodium haploid, da ja bei Chrysomonaden keine geschlechtliche Fortpflanzung bekannt ist, aber bei den Chlamydomonaden kommt das eben besprochene diploide Plasmodium vor. »Wir können uns vorstellen, daß in Reihen mit sexueller Fortpflanzung die rhizopodiale Formbildung sich auch auf die sonst nur gelegentlich amoeboide Zygote verlegte und auch hier zur Bildung diploider Fusionsplasmodien führte, die um so mehr betont wurde, je mehr sich die animalische Lebensweise umbildete.«

Also der Schwärmer wegen sind die Schleimpilze von den Rhizomastiginen, der Plasmodien wegen von den Chlamydomonaden abzuleiten. Von wem sie nun eigentlich abstammen, erfährt man aus den flüchtig hingeworfenen Sätzen des Verf. leider nicht.

In der Cytologie und der Entwicklung der Myxomyceten bleibt noch immer vieles aufzuklären, ihr System, wie es gewöhnlich gegeben wird, ist sicher falsch, die Kenntnis ihrer niederen im Wasser lebenden Formen ist höchst mangelhaft. Was hat es eigentlich für einen Sinn, auf Grund vorwiegend literarischer Eindrücke phylogenetische Betrachtungen dieser Art anzustellen? Über den Wert der »Plasmodien« von Chlamydomones wurde schon gesprochen; was die Rhizomastiginen betrifft, so sind sie wohl eine der künstlichsten Gruppen unter den Flagellaten, Formen, die wegen ihrer Rhizopodenstruktur unter den früheren Vorurteilen für die ursprünglichsten Mastigophoren galten. Wenn der Verf. sich rühmt, eben diese Lehre stets bekämpft zu haben, so darf er doch gerade diese Gruppe am wenigsten als Flagellaten anerkennen. Unter ihnen gibt es in der Tat, wie der Ref. sich überzeugt hat, einige nahe Verwandte der Myxomyceten. Aber dadurch, daß diese Formen lange Zeit große Geißeln mit sich herumtragen, werden sie noch nicht zu Flagellaten.

Maßgebend für die Ableitung der Myxomyceten sind nicht Spekulationen über Plasmodien oder Schwärmer, sondern vor allem cytologische Charaktere, der Bau des Kernes, die Art der Reduktionsteilung, die Bedeutung der Centrosomen. Wir finden Ähnliches bei gewissen Rhizopoden oder bei den oben erwähnten Mastigamoeben oder anderen Pseudoflagellaten. Es ist wohl denkbar, daß diese Organismen zusammen mit den echten Myxomyceten irgendwie von grünen, autotrophen Formen abzuleiten sind. Bei dem heutigen Stande der Wissenschaft ist es aber zwecklos, sich darüber Betrachtungen hinzugeben. E. Jahn.

Entz, G. jun., Über die mitotische Teilung von Polytoma uvella.

Arch. Protist.-Kde. 1918. **38**, 324—354. Taf. 12, 13.

Vorliegende Arbeit enthält als neue Beobachtungen die Entstehung der Geißeln im Anschluß an den Austritt eines Centriols aus dem Kern das durch weitere Teilung zu den Basalkörnern der beiden Geißeln wird. Diese scheinen mit dem Kern stets in Verbindung zu bleiben, wenn auch nicht immer Verbindungsfibrillen nachgewiesen werden können. Bei der Kernteilung wurde die Teilung des Centriols, die Wanderung der Tochtercentriole an die Spindelpole und die Bildung der Chromosomen beobachtet. Letztere entstehen entweder durch Zerfall des chromatinhaltigen Kern-Innenkörpers oder dadurch, daß zunächst ein Teil seines Chromatins nach der Kernmembran auswandert und sich dort zu mehreren Spirembändern umbildet, die dann in gleichlange allerdings nur kurze Chromosomen zerfallen. Dann verschwindet Nucleolus und Kernmembran und es entsteht die Äquatorialplatte. Aus ihr wandern die Chromosomen nach den Centriolen und bilden die Polplatten, aus welchen die Binnenkörper der Tochterkerne hervorgehen.

Obwohl Verf. an der Äquatorialplatte 8 oder 16, in der Polplatte 4 oder 8 Chromosomen, auch etwa einmal gekoppelte Chromosomen und eine Chromatinanordnung beobachtet hat, welche an die Tetradenbildung bei der Reduktionsteilung erinnerte, glaubt Verf. die Frage nach dem Vorhandensein einer Reduktionsteilung bei Polytoma noch offen lassen zu müssen, da er die von Kraßilstschik und übrigens auch von Zumstein (Biol. Centr. Bl. 1899) beobachtete Gametenkopulation nicht gesehen hat.

Den Kern bezeichnet Verf. als Nucleolus-Kern, da der darin enthaltene stark färbbare Binnenkörper nach der Bildung der Chromosomen aufgelöst wird. Da aber das Chromatin nach des Verfs. Angaben auch dann vom zentralen Körper stammt, wenn die Chromosomen im Saftraum entstehen, und nach der Kernteilung die gesamte Polplatte in den zentralen Körper des Kerns übergeht, aus welchem außerdem noch das Centriol entsteht, kann der Kernkörper ebenso gut als Karyosom denn als Nucleolus bezeichnet werden. Offenbar liegt hier eine interessante und wichtige Zwischenform dieser beiden Kerntypen vor, die verdient hätte, besonders hervorgehoben zu werden.

Abgesehen von dieser Aussetzung muß die Arbeit, die durch schöne Abbildungen reichlich illustriert ist, als interessanter Beitrag zur Kenntnis von der Zellteilung der pflanzlichen Mikroorganismen bezeichnet werden.

Senn.

Preuss, A., Serodiagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb der Pflanzengruppe der Parietales.

Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. 1917. **13,** 459—499.

Die Untersuchungen aus dem Königsberger bot. Institut über die Verwandtschaft höherer Pflanzen auf Grund serodiagnostischer Methoden werden hier fortgesetzt.[1] Die von Ref. gegen Methodik und Bewertungsart gemachten Einwendungen bleiben im wesentlichen die gleichen. — Nur dem Eiweißgehalt der Immunisierungsflüssigkeiten wird diesmal die ihm zukommende Bedeutung beigelegt, und durch Anwendung schwach alkalischer Lösungsmittel statt physiologischer Kochsalzlösung ein großer Eiweißgehalt der Pflanzenextrakte erzielt. Im übrigen wird aber auch hier wieder versucht, auf Grund schwacher Reaktionen mit sehr hochwertigen Sera weitgehende Folgerungen auf die Verwandtschaft sicherlich recht entfernt stehender Familien zu ziehen. — Es muß wiederholt bezweifelt werden, ob durch die Veröffentlichung so unsicherer Tatsachen, aus denen so weitgehende Folgerungen gezogen werden, ein Fortschritt der systematischen Wissenschaft erreicht wird, vielmehr dürfte nur die sorgfältigste Untersuchung kleiner Pflanzengruppen, die mit genausten Versuchsprotokollen veröffentlicht werden, für die Kenntnis der natürlichen Verwandtschaft der Pflanzen von Bedeutung sein.

Werner Magnus.

Drude, O., Licht- und Wärmestrahlung als ökologische Standortsfaktoren.

Flora. 1918. N. F. **11/12,** 227—267. (Stahl-Festschrift.)

Für das Bestreben der ökologischen Pflanzengeographie, die örtlich wirksamen Faktoren messend zu erfassen, bildet die so wichtige Strahlungswärme besondere Schwierigkeiten, wenn man vergleichbare Werte gewinnen will. Es erscheint daher vorläufig wünschenswert, wenigstens Einzeldaten in größerer Menge zu sammeln, als es bisher geschehen ist. In dieser Hinsicht teilt Drude Zahlen aus dem Dresdner Botanischen Garten und aus verschiedenen natürlichen Beständen Sachsens mit. Er hat sie am Insolationsthermometer mit geschwärzter Kugel ermittelt, das er für ökologische Zwecke am brauchbarsten hält, weil das von diesem Instrument gemessene Medium am meisten der Lage der natürlichen Pflanzendecke entspricht. Beispielsweise zeigten sich an einem niederen Heidehügel im hohen Erzgebirge (1160 m) am 19. Mai 1917 mittags bei Sonne folgende Gegensätze: Südlage im Flechtenbestand 57°, Nordlage in feuchter Moosdecke 15,5°, bei einem Maximum der Lufttemperatur von 20°. In einem nahegelegenen kleinen Wiesental (1000 m) boten sich am frühen Morgen desselben Tages 15 cm

[1]) D. Zeitschr. 1914. **6,** 850.

am Rande abschmelzenden Schnees 6—7°, 1 m weiter an einer schon länger schneefreien Lehne 17—18°. Solche Zahlen belehren darüber, welche Wärme unserer Mittelgebirgs-Vegetation schon ganz am Anfang ihrer Vegetationsperiode zeitweise zu Gebote steht. Zugleich bestätigen sie die oft betonte Tatsache, daß die maximale Wärmezufuhr beträchtlich größer und oft auch längerdauernd ist, als es aus den meteorologischen Messungen der Lufttemperatur hervorgeht. Im Juni 1917 lagen in Dresden vom 10. bis 21. sämtliche Schwarzkugelmaxima zwischen 36° und 44°, die der Vakuumstrahlung zwischen 45° und 50°. Bei antizyklonaler Wetterlage stellen in unserem Sommer solche hohen Maxima nicht kurzzeitige Ausnahmen, sondern schwerwiegende periodische Erscheinungen dar. Besonders gilt dies für unser Binnenland, das darin sein kontinentales Wesen im Vergleich zu den mehr ozeanischen Randgebieten deutlich ausprägt. L. Diels.

Nova Guinea, Résultats de l'expédition scientifique néerlandaise à la Nouvelle-Guinée en 1912 et 1913 sous les auspices de A. Franssen Herderschee. Vol. XII. Botanique Livr. 5.

Leide, Brill. 1917. 4°, S. 479—548, Taf. 182—229.

Dies Heft des mehrfach angezeigten Werkes beschließt den Band in der gleichen vorzüglichen Ausstattung, die ich an den früheren Lieferungen rühmte. Die meisten der darin beschriebenen Arten wurden von A. Pulle auf den Gebirgen des südlichen Neuguinea über 2000 m gesammelt. Das Wesen der Bergflora Neuguineas tritt nun immer klarer hervor. Vorliegendes Heft bietet eine Fülle neuer Ericaceen, besonders Rhododendron und Vaccinium, auch einige Epacridaceen (bearbeitet von J. J. Smith). Unter den Saxifragaceen (von R. Schlechter) ist der Nachweis einer Astilbe und mehrerer Vertreter bisher für melanesisch geltender Genera von Interesse.

L. Diels.

Engler, A., Tropismen und exzentrisches Dickenwachstum der Bäume.

Zürich, 1918. 106 S. in gr. 4. Mit Tafeln, Textfiguren und Tabellen.

Die Frage nach den Ursachen exzentrischen Dickenwachstums bei Laub- und Nadelhölzern ist durch jede der vielen auf ihre Lösung gerichteten Untersuchungen im Grunde immer verwickelter geworden.

Der Verf. hat erkannt, daß das mit unserer mangelhaften Kenntnis der Tropismen der Bäume zusammenhängt. Über Richtungsbewegungen verholzter Achsen ist außer einigen Beobachtungen Josts und den Angaben Vöchtings über nachträgliche Aufrichtung der Äste von Hängebäumen wenig bekannt.

Den Verf. haben jahrelange Beobachtungen im Walde, die durch Stammanalysen und mehrjährige Versuche mit jungen Bäumen ergänzt wurden, zu der Überzeugung gebracht, daß nicht nur junge Zweige, sondern auch Äste und selbst starke Stämme unserer Laub- und Nadelhölzer zu geotropischer Aufrichtung befähigt sind und daß wenigstens bei Laubhölzern, auf welche die Arbeit sich in erster Linie bezieht, Äste und Stämme auch heliotropische Bewegungen ausführen. Verholzten Fichten- und Tannenästen geht diese letztere Fähigkeit ab und auch auf den Schwerereiz antworten Laubhölzer energischer und gelegentlich mit schärferen Krümmungen als Nadelholz. Bei beiden ist die Wuchskraft von bedeutendem Einfluß auf das Krümmungsvermögen.

An Hängen am Bestandesrand erwachsene Laubbäume zeigen, daß in ihren oberen Teilen die Wirkung des Lichtreizes, unten die des Schwerereizes überwiegt. Die Wipfel biegen sich in oben konvexer Krümmung der Lichtung zu, während nahe seiner Basis der Stamm mit oben konkaver Krümmung sich senkrecht zu stellen sucht. An Bestandeslücken ist auch in ebenen Lagen zu bemerken, daß die oberen Baumteile heliotropisch nach den Lücken sich hinkrümmen und später, nach neuer Zunahme der Wuchskraft, durch geotrope Bewegung, an der 8—10 Jahre alte Achsen von 8—10 cm Dicke teilnehmen, sich wieder aufrichten. Heliotrope Abwärtskrümmung mehrere Zentimeter dicker Äste hat Verf. durch wiederholte genaue Messung festgestellt und bei jungen Birken beobachtete er schon im Jahre der Pflanzung eine scharfe Krümmung mehrjähriger verholzter Stammteile nach dem Licht. Alle Einzelfälle und auch die mit den Tropismen zusammenhängende einseitige Förderung des Dickenwachstums vereinigen sich unter dem Gesichtspunkt, daß der Baum bestrebt ist, seine Assimilationsorgane in eine günstige Lage zum Licht zu bringen und sie in derselben zu erhalten.

Haben die jungen, blättertragenden Sprosse die Vertikale oder die Lichtlage erreicht, so hören auch die Richtungsbewegungen der älteren Baumteile auf. Sucht man hierfür eine Erklärung, so kommt man kaum um die vom Verf. vertretene Annahme herum, daß die wachsenden Sprosse den Reiz aufnehmen und daß er von ihnen aus den älteren Baumteilen zugeleitet wird. Trotzdem scheint mir dieser Teil seiner Ausführungen noch experimenteller Stütze bedürftig. Auch kann man fragen,

ob nicht hier und da statt einer anscheinend heliotropen Neigung von Bäumen in Lücken hinein Änderungen der Bodenbeschaffenheit durch die Herausnahme der auf der Lücke ursprünglich erwachsenen Nachbarn eine Neigung der Randstämme hervorgerufen haben. Es ist aber zuzugeben, daß der Forstmann, der täglich seinen Wald besucht, mehr sieht und im Walde richtiger urteilt als etwa ein dem Baumleben ferner stehender Kritiker. Sehr beachtenswert finde ich, daß Engler die Ausführung der Krümmungen nicht vom Cambium allein besorgen läßt, sondern Teilnahme aller lebendigen Zellen des Holzes an dieser Arbeit annimmt. Die überall zwischen den inaktiven Elementen eingelagerten lebenden Markstrahl- und Holzparenchymzellen, meint er, verleihen dem Holz die für das Zustandekommen der Krümmungen nötige Plastizität; sei es, daß die inaktiven Elemente durch Wachstum dieser Zellen Trennungen und Verschiebungen erfahren, sei es, daß Lockerung der Mittellamellen durch Fermente oder andere Wirkungen der lebenden Zellen im Spiele sind und eine Art gleitenden Wachstums im Holze zustande kommen lassen. Hier liegt in der Tat, wie der Verf. ausspricht, der Forschung ein schwer zu bearbeitendes aber dankbares Feld offen.

Das exzentrische, auf der Unterseite geförderte Wachstum der Äste und schiefstehender Stämme von Nadelhölzern (Hypotrophie) ist aus dem fördernden Einfluß von Längsdruck im Cambium befriedigend erklärt. Nach den Beobachtungen des Verf. findet sich hypotrophe Förderung aus derselben Ursache auch bei Laubhölzern. Von größerer Bedeutung aber ist bei ihnen die nach dem Verf. durch den Schwerereiz bedingte an Ästen und schiefen Stämmen wohlbekannte oberseitige (epitrophe) Wachstumsförderung. In beiden Fällen kann die geförderte Seite konkav oder konvex sein. Ein Wechsel in der hypotrophen und epitrophen Exzentrizität erklärt sich aus wechselnder Wirkungsgröße des Schwere- und Druckreizes. — An der Oberseite einer geotropen Krümmung entsteht »geotrophes Holz«, das bei ringporigen Hölzern (Eiche, Esche) sich vom Holz der Unterseite durch größere Breite des Porenkreises und relativ mehr Spätholz unterscheidet, bei zerstreutporigen Hölzern (Buche, Ahorn, Birke, Pappeln, Linde) ihm ähnlich ist. Das starke Schwinden geotrophen Holzes beim Austrocknen wirkt der Senkung der Äste mit zunehmendem Alter entgegen, während das unterseitige als Rotholz ausgebildete Druckholz bei den Nadelhölzern diese Senkung durch seinen starken Trockenschwund begünstigt. Druckholz ist bei Laubhölzern histologisch nicht ausgezeichnet. Der Druckreiz erhöht hier nur den Volumzuwachs. Seitliche Förderung des Dickenwachstums tritt auf, wenn Schwere- und Druckreiz gleichzeitig mit ungefähr gleicher Stärke auf entgegengesetzten Seiten einer Achse wirken.

Die Stiftung von Schnyder von Wartensee, die 1904 die Arbeit von Früh und Schroeder über die Moore der Schweiz herausgegeben hat, verdient von neuem allen Dank dafür, daß sie das Erscheinen einer so wertvollen Arbeit wie die vorliegende in einer nach Abbildungen und sonstiger Ausstattung tadellosen Form ermöglicht hat. Büsgen.

Vöchting, H. †, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. II. Die Polarität der Gewächse.

VIII u. 333 pp. mit 12 Tafeln und 113 Text-Figuren. Tübingen. 1918.

Vor zehn Jahren veröffentlichte Vöchting den ersten Band seiner »Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers«, der vorliegende zweite Teil bringt aus der Feder des Verf. die letzten Beiträge zu Fragen, die ihn fast ein halbes Jahrhundert lang beschäftigt haben. Das nachgelassene Werk, das des Verstorbenen Assistentin L. Neumeyer sorgfältig herausgegeben hat, und das nur in wenigen Kapiteln Anzeichen der Unfertigkeit trägt, behandelt Gedanken, die aus früheren Werken Vöchtings bereits bekannt sind, und kehrt zu den Versuchsobjekten zurück, die auch früher der Verf. bereits bevorzugt hat: Seine Lehre von der Polarität der Pflanzen sucht Vöchting durch umfangreiches Beobachtungsmaterial von neuem zu stützen und gegen die Zweifel anderer Autoren zu verteidigen.

Der erste umfangreiche Abschnitt des Buches behandelt den Bau des Holzkörpers der Weiden. Durch viele tausend Messungen sucht Verf. Gesetzmäßigkeiten im Längenwachstum der Holzzellen aufzudecken: Die Länge der Holzzellen nimmt mit dem Wachstum der Bäume zu — eine Periodizität konnte Verf. im Gegensatz zu Sanio nicht erkennen. Mit dem mittleren Maß der Zellenlänge wächst auch die Breite des Abänderungsspielraums. Das Polygon, das bei graphischer Darstellung des letzteren über die Längenverhältnisse der Holzzellen Auskunft gibt, bekommt immer flachere Gestalt, je breiter seine Basis, je breiter der Abänderungsspielraum wird; es hat anfänglich einen hohen Gipfel, dann mehrere, schließlich zahlreiche Gipfel von unbestimmter Höhe. Die Verteilungskurven sind asymmetrisch.

Bei Behandlung des Baues des Seitensproßgrundes beschreibt Verf. für jüngere und ältere Seitenäste die an ihrer Insertionsstelle erkennbaren Anomalien im Faserverlauf (Knäuelformen usw.). Ähnliche Verhältnisse begegnen dem Verf. bei Untersuchung der »Wurzelachseln«. Er führt wie früher die Störungen im Faserverlauf auf die Wirkungen der Polarität der Zellen zurück.

Über das Wachstum von Pflanzen und Organen in abnormen Lagen belehren Versuche an Salix, Araucaria, Opuntia. Die Wirkung inverser Stellung ist bei verschiedenen Pflanzen sehr ungleich: bei Araucaria starke Hemmung des Wachstums, knotenartige abnorme Verdickungen an der Achse — bei Opuntia Absterben der Sprosse. Die Entwicklung der Holzzellen wird durch die inverse Stellung der Sprosse vornehmlich in dem Sinne beeinflußt, daß ihr Längenwachstum geringer bleibt als unter normalen Verhältnissen (Reduktion des Wachstums um durchschnittlich 10%). Untersucht wurden Salix-Arten, neben diesen Araucaria, Solanum, Nicotiana.

Verkehrte Pflanzen nennt Vöchting diejenigen, die am Scheitelende sich bewurzelt haben und von Erde — und deren Wurzelpole von Luft umgeben sind. Vöchting hat die Wirkung des inversen Wachstums bei verschiedenen Gattungen und Arten, vor allem an verschiedenen Salix-Arten, studiert, hat die verkehrten Pflanzen viele Jahre lang beobachtet und ihre Qualität und ihre anatomischen Charaktere in dem vorliegenden Werke sehr eingehend beschrieben. Seine Untersuchungen an Weiden führen zu der Feststellung, daß verschiedene Arten das inverse Wachstum ungleich gut ertragen, und daß selbst verschiedene Individuen der nämlichen Spezies in ihrem Verhalten beachtenswerte Unterschiede zeigen. Allgemein gilt, daß das Wachstum der inversen Exemplare schlechter ist als das der normal orientierten, daß das Längenwachstum der Holzzellen hinter dem normalen zurückbleibt, und die Sproßteile abnormes Dickenwachstum erfahren können. Bevorzugte Stellen für letzteres sind die dem stärksten Achselsproß gegenüberliegenden Stellen. Weiterhin wurde beobachtet (Salix), daß an manchen inversen Individuen umfangreiche Zweigstücke absterben, oder schmale Gewebestreifen zugrunde gehen können. Ähnliche Störungen des Dickenwachstums wie an Salix beobachtete der Verf. an Ampelopsis quinquefolia und Hedera helix.

Von besonders wichtigen Beiträgen zur pathologischen Anatomie der Pflanzen erwähne ich noch des Verf. Mitteilungen über die von ihm schon früher eingehend studierten Knäuelbildungen und ihre Entwicklungsgeschichte, ferner den die Markflecke behandelnden Abschnitt. Letztere beobachtete Verf. an manchen inversen Pflanzen in überraschender Häufigkeit (Salix elegantissima). Nur ein Teil der Markflecke ist auf Insektenfraß (Kienitz) zurückführbar. Die übrigen entstehen durch »innere Wachstumsvorgänge«, sie werden durch Störungen im Turgordruck der Zellen veranlaßt. Küster.

Neue Literatur.

Zelle.

Dangeard, P. A., Sur la nature du chondriome et son rôle dans la cellule. (C. R. Ac. Sc. Paris *1918.* **164,** 439—446.)
Küster, E., Über Vakuolenteilung und grobschaumige Protoplasten. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 283—292.)
Keller, R., Die Elektrizität in der Zelle. Wien, W. Braumüller. *1918.* 263 S.
Meves, F., Über Umwandlung von Plastosomen in Sekretkügelchen, nach Beobachtungen an Pflanzenzellen. (Arch. f. mikrok. Anatomie. *1918.* **90,** Abt. I, 445—462.)
Osterhout, W. J. V., The rôle of the nucleus in oxidation. (Science. 2. *1917.* **46,** 367—369.)
Paravicini, E., s. unter Bakterien.

Gewebe.

Arber, A., Further notes on intrafascicular cambium in Monocotyledons. (Ann. of Bot. *1918.* **32,** 87—89.)
Kurer, G. A., Kutikularfalten und Protuberanzen an Haaren und Epidermen und ihre Verwendung zur Differentialdiagnose offizineller Blätter Bern. *1917.* 107 S.
Record, S. J., Ray tracheids in Quercus alba. (Bot. Gaz. *1917.* **64,** 437.)
Schürhoff, P. N., Die Drüsenzellen des Griffelkanals von Lilium Martagon. (Biolog. Centralbl. *1918.* **38,** 189—196.)

Morphologie.

Branscheidt, P., Zur Kenntnis der Winterknospen unserer Laubhölzer. Diss. Göttingen, Vandenhoeck & Ruprecht. *1917.* 119 S.
Brush, W. D., Distinguishing characters of North American sycamore woods. (Bot. Gaz. *1917.* **64,** 480—496.)
Engler, Arn., s. unter Physiologie.
Figdor, W., Zur Kenntnis des Regenerationsvermögens von Crassula multicava Lem. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 241—246.)
Harris, J. A., and **Avery, B. T.,** Correlation of morphological variations in the seedling of Phaseolus vulgaris. (Bull. Torrey Bot. Club. *1918.* **45,** 109—119.)
Markle, M. S., Root systems of certain desert plants. (Bot. Gaz. *1917.* **64,** 177—205.)
Minnaert, M., Licht-en Schaduwnaalden bij Pinus Laricio Paur. (Werken Rijksunivers. Gent. *1918.* **4,** 70 S.)
Stark, P., Die Blütenvariationen der Einbeere. (Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. *1918.* **19,** 241—303.)
Wagner, R., Die Scheinachsen des Poecilochroma albescens Britton. (Anz. ksl. Ak. Wiss. Wien. *1917.* **44,** 209.)
—, Sproßverkettung, Anisophyllie und Blattsymmetrie bei Arrabidaea dispar Bur. (Ebenda. 317.)
—, Über den Aufbau des Psilopeganum sinense Hemsl. (Ebenda. 327—328.)
Warming, E., Om Jordudløbere. (Mém. Acad. roy. d. sciences et d. lettres Danemark, Copenhague, section d. sc. 8me sér. *1918.* **2,** 297—366.)

Physiologie.

Blaauw, A. H., Het experiment in de plantenphysiologie. (Voordracht.) (Med. Landb.-H.school Wageningen. *1918.* **14,** 57—80.)

Blakman, V. H., and **Paine, S. G.,** Studies in the permeability of the pulvinus of Mimosa pudica. (Ann. of Bot. *1918.* **32,** 69—85.)
Bourquin, H., Starch formation in Zygnema. (Bot. Gaz. *1917.* **54,** 426—434.)
Brooks, S. C., Methods of studying permeability of protoplasm to salts. (Ebenda. 230—249.)
—, Permeability of the cell walls of Allium. (Ebenda. 509—512.)
Brown, P. E., and **Hitchcock, E. B.,** The effects of alkali salts on nitrification. (Soil Sc. *1917.* **4,** 207—229.)
Colin, H., Genèse de l'inuline chez les végétaux. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1918.* **166,** 224—227.)
—, Transformations de l'inuline dans le tubercule de topinambour pendant la période de repos. (Ebenda. 305—307.)
Combes, R., Recherches biochimiques expérimentales sur le rôle physiologique des glucosides chez les végétaux (suite). (Rev. gén. bot. *1918.* **30,** 5—15, 33—49, 70—92, 106—124. A suivre.)
Curjar, A. M., The adaption of Truog's method for the determination of carbon dioxide to plant respiration studies. (Plant World. *1917.* **20,** 288—293.)
Davis, W. E., Resistance of seed coats of Abutilon Teophrasti to intake of water. (Bot. Gaz. *1917.* **54,** 166—167.)
Engler, Arn., Tropismen und excentrisches Dickenwachstum der Bäume. Zürich, Beer u. Co. *1918.* 106 S.
Euler, H., Über die Darstellung von Kohlenhydratphosphorsäureester (Zymophosphat) durch lebende Hefe. (Biochem. Zeitschr. **86,** 337—342.)
Fulmer, H. L., The relation of green manures to nitrogen fixation. (Soil Sc. *1917.* **4,** 1—17.)
Gano, L., and **Mc Neil, J.,** Evaporation records from the Gulf coast. (Bot. Gaz. *1917.* **64,** 318—329.)
Geslin, B., et **Wolff, J.,** Nouvelles observations sur la dégradation de l'inuline et des »inulides« dans la racine de chicorée. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1918.* **156,** 428—430.)
Guilliermond, A., Sur la plasmolyse des cellules épidermiques de la feuille d'Iris germanica. (Ebenda. 222—224.)
Heinricher, E., Über tötende Wirkung des Mistelschleimes auf das Zellgewebe von Blättern und Sprossen. (Anz. ksl. Ak. Wiss. Wien. *1917.* **54,** 238—239.)
—, Warum die Samen anderer Pflanzen auf Mistelschleim nicht oder nur schlecht keimen. (Ebenda. 236—238.)
Heusser, K., Neue vergleichende Permeabilitätsmessungen zur Kenntnis der osmotischen Verhältnisse der Pflanzenzelle im kranken Zustande. (Vierteljahrschr. natf. Ges. Zürich. *1917.* **62,** 565—589.)
Hirsch, P., Die Einwirkung von Mikroorganismen auf die Eiweißkörper. Berlin, Borntraeger. *1918.*
Hodgson, R. W., Some abnormal water relations in Citrus trees of the arid southwest and their possible significance. (Univ. California Publ. Agr. *1917.* 37 bis 54.)
Meyer, A., Das Assimilationssekret von Vaucheria terrestris. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 235—241.)
Molisch, H., Über den mikrochemischen Nachweis und die Verbreitung gelöster Oxalate im Pflanzenreich. (Flora. N. F. *1918.* **11—12** [Festschr. Stahl], 60—70.)
—, Über die Vergilbung der Blätter. (Sitzgsber. k. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. I. *1916.* **124,** 32 S.)
—, Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. 2. Aufl. *1918.* Jena, Verlag G. Fischer. 324 S.
—, Beiträge zur Mikrochemie der Pflanze. Nr. 10 und 11. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 277—283.)
Keller, R., s. unter Zelle.

Osterhout, W. J. V., s. unter Zelle.
Raunkiær, C., Om Lovspringstiden hos Afkommet af Bøge med forskellig Lovspringtid. (Bot. Tidsskrift. *1918.* **36**, 197—201.)
Schanz, F., Wirkungen des Lichtes auf die Pflanze. (Biol. Centralbl. *1918.* **38**, 283—296.)
Stevens, N. E., Temperatures of the cranberry regions of the United States in relation to the growth of certain Fungi. (Journ. agr. Res. *1917.* **11**, 521 bis 529.)
Thom, C. C., and **Holtz, H. F.**, Factors influencing the water requirements of plants. (Bull. Washington Agr. Exp. Stat. Soil. Physics. *1917.* **146**, 1—64.)
Tisdale, W. H., s. unter Pilze.
Trumbull, H. L., and **Hotson, J. W.**, The effect of Roentgen and ultra violet rays upon Fungi. (Phytopathology. *1917.* **7**, 426—431.)
Weber, F., Studien über die Ruheperiode der Holzgewächse. II. Mitt. (Sitzgsber. akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. I. *1918.* **127**, 35 S.)

Fortpflanzung und Vererbung.

Baur, E., Mutationen von Antirrhinum majus. (Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. *1918.* **19**, 177—193.)
Cockerell, T. D. A., A new hybrid sunflower. (Torreya. *1918.* **18**, 11—14.)
Correns, C., Die Konkurrenz der Keimzellen und das Geschlechtsverhältnis. (Die Naturw. *1918.* **6**, 277—280.)
Derschau, M. von, Über disperme Befruchtung der Antipoden bei Nigella arvensis. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36**, 260—263.)
Dreyer, Th. F., A suggested mechanism for the inheritance of acquired characters. (S. Afric. Journ. Sc. *1918.* **14**, 272—277.)
Frets, G. P., Erfelijkheid en eugeniek. (Social. Gids. *1918.* **3**, 23—38, 155—173.)
Gaines, E. F., Inheritance in wheat, barley and oat hybrids. (Bull. Washington Agr. Exp. Stat. *1917.* **135**, 1—61.)
Harms, H., s. unter Angiospermen.
Honing, J. A., Het eerste Mendel-voorbeeld bij Deli-tabak. (Med. Deli Proefstat. *1917.* **10**, 185—189.)
Pascher, A., s. unter Algen.
Renner, O., Oenothera Lamarckiana und die Mutationstheorie. (Naturwissensch. *1918.* 25 S.)
Riebesell, P., Einige zahlenkritische Bemerkungen zu den Mendelschen Regeln. (Biol. Centralbl. *1918.* **38**, 329—340.)
Small, J., s. unter Angiospermen.
Stark, P., s. unter Morphologie.
Stomps, T. J., Vergrünung als parallele Mutation. (Rec. trav. bot. néerl. *1918.* **15**, 17—26.)
Stout, A. B., Fertility in Cichorium Intybus, the sporadic occurrence of self-fertile plants among the progeny of self-sterile plants. (Amer. Journ. Bot. *1917.* **4**, 375—395.)
Vries, H. de, Van Amoebe tot Mensch. (Utrecht. *1918.* 33 S.)
White, O. E., Inheritance of endosperm color in maize. (Amer. Journ. Bot. *1917.* **4**, 396—406.)

Ökologie.

Bentele, B., Phänologische Untersuchungen aus Württemberg. (Jahrb. Ver. vaterl. Natk. Württemberg. *1917.* **73**, 93—143.)
Mac Dougal, D. T., The beginnings and physical basis of parasitism. (Plan World. *1917.* **20**, 238—244.)

Markle, M. S., s. unter Morphologie.

Raunkiær, C., Über das biologische Normalspectrum. (Kgl. Danske Videnskab. Selsk., Biol Meddel. *1918.* **1**, 17 S.)

—, Recherches statistiques sur les formations végétales. (Ebenda. 80 S.)

—, Om Bladstorrelsens Anvendelse i den biologiske Plantegeographie. (Bot. Tidsskr. *1916.* **34**, 225—237.)

Myxomyceten.

Sturgis, W. C., Notes on new or rare Myxomycetes. (Mycologia. *1917.* **9**, 323 bis 332.)

Algen.

Bourquin, H., s. unter Physiologie.

Collins, F. S., and **Hervey, A. B.**, The algae of Bermuda. (Proc. Amer. Ac. Arts and Sc. *1917.* **43**, 1—195.)

Hartmann, M., Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels (Entwicklung, Fortpflanzung, Befruchtung und Vererbung der Phytomonadinen (Volvocales). I. Über die Kern- und Zellteilung von Chlorogonium elongatum. (Archiv f. Protistenkunde. *1918.* **39**, 32 S.)

Lingelsheim, A., und **Schröder, B.**, Hildenbrandia rivularis (Liebmann) Bréb. und Pseudochantransia chalybaea (Lyngb.) Brand aus dem Gouvernement Suwalki. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36**, 271—277.)

Pascher, A., Amoeboide Studien bei einer Protococcale, nebst Bemerkungen über den primitiven Charakter nicht festsitzender Algenformen. (Ebenda. 253—260.)

—, Über diploide Zwerggenerationen bei Phaeophyceen (Laminaria saccharina). (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36**, 246—253.)

Petersen, J. B., Om Synura Uvella Stein og nogle andre Chrysomonadiner. (Vidensk. Medd. Dansk naturhist. Foren. *1918.* **69**, 345—357.)

Bakterien.

Berthelot, A., Recherches sur la flore intestinale, contribution à l'étude des microbes producteurs de phénol, principaux caractères du Bacillus phénologènes. (Ann. Inst. Pasteur. *1918.* **32**, 17—36.)

Boncquet, P. A., Bacillus morulans n. sp. A bacterial disease organism found associated with curly top of sugar beet. (Phytopathology. *1917.* **7**, 269—289.)

Brown, P. E., und **Hitchcock, E. R.**, s. unter Physiologie.

Buchanan, R. E., Studies on the nomenclature and classification of the bacteria. (Journ. of Bacter. *1917.* **2**, 603—617.)

Fulmer, H. L., Influence of carbonates of magnesium and calcium on bacteria of certain Wisconsin soils. (Journ. agr. Res. *1918.* **12**, 463—504.)

—, s. unter Physiologie.

Hills, T. L., Influence of nitrates on nitrogen-assimilating bacteria. (Journ. agr. Res. *1918.* **12**, 183—230.)

Montanari, C., Die Wirkung einiger oligodynamischer Stoffe auf die Nitrifikationsbakterien. (Intern. agr.-techn. Rundsch. *1917.* **8**, 517—519.)

Paravicini, E., Zur Frage des Zellkerns der Bakterien. (Centralbl. f. Bakter. II. Abt. *1918.* **48**, 337—340.)

Winslow, C. E. A. u. a., The families and genera of the bacteria. (Journ. of Bacter. *1917.* **9**, 294—312.)

Pilze.

Arthur, J. C., Cultures of Uredineae in 1916 and 1917. (Mycologia. *1917.* **9**, 294—312.)

Barthel, C., Kulturen von Gärungsorganismen in sterilisierter Erde. (Centralbl. f. Bakter. II. Abt. *1918*. **48,** 340—349.)
Burt, E. A., The Thelephoraceae of North America. VIII. Coniophora. (Ann. Missouri Bot. Gard. *1917*. **4,** 237—269.)
Chupp, C., s. unter Teratologie.
Cool, C., und **Meulenhoff, J. S.,** Bijdrage tot de Mycologische Flora von Nederland. (Nederl. kruidk. Archief. *1917*. 74—129.)
Cruchet, P., Contribution à l'étude des Urédinées. (Bull. Soc. vaudoise Sc. nat. *1917*. **51,** 623—631.)
Dearness, J., New or noteworthy North American Fungi. (Mycologia. *1917*. **9,** 345—364.)
Dietel, P., Über die wirtswechselnden Rostpilze. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. *1918*. **48,** 470—500.)
—, Über einige neue oder bemerkenswerte Arten von Puccinia. (Ann. Mycol. *1917*. **15,** 492—494.)
Duggar, B. M., Severy, J. W., and **Schmitz, H.,** Studies in the physiology of the fungi. V. The growth of certain fungi in plant decoctions. (Ann. Missouri bot. Gard. *1917*. **4,** 279—288.)
Eriksson, J., Fortgesetzte Studien über die Spezialisierung des Getreideschwarzrostes (Puccinia graminis) in Schweden und in anderen Ländern. (Centralbl. f. Bakter. II. Abt. *1918*. **48,** 349—417.)
Fischer, E., Neue Infektionsversuche mit Gymnosporangium. (Mitt. natf. Ges. Bern. *1917* [*1918*]. 24—25.)
Fromme, F. D., und **Thomas, H. E.,** s. unter Teratologie.
Gäumann, E., Über die Formen der Peronospora parasitica (Pers.) Fries. Ein Beitrag zur Speziesfrage bei den parasitischen Pilzen. (Beih. bot. Centralbl. I. Abt. *1918*. **35,** 395—533.)
Gilbert, A. H., und **Bennett, C. W.,** s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.
Gravatt, G. F., und **Marshall, R. P.,** s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.
Harper, E. T., Two remarkable Discomycetes. (Bull. Torrey bot. Club. *1918*. **45,** 77—86.)
Höhnel, F. v., Fragmente zur Mykologie. XIX—XX. (Sitzgsber. ksl. Ak. Wiss. Wien. *1918*. 1. **126,** 283—399.)
Keißler, K. von, Revision des Sauterschen Pilzherbars. Mit besonderer Berücksichtigung der von Sauter neu beschriebenen Pilze. (Ann. k. k. nath. Hofmus. Wien. *1917*. **31,** 77—138.)
Long, W. H., Notes on new or rare species of Gasteromycetes. (Mycologia. *1917*. **9,** 271—274.)
Overholts, L. R., An undescribed timber decay of pitch pine. (Ebenda. 261 bis 270.)
Petch, T., Revisions of Ceylon Fungi. Part V. (Ann. R. Bot. Gard. Peradeniya. *1917*. **6,** 307—355.)
Piemeisel, F. J., Factors affecting the parasitism of Ustilago Zeae. (Phytopathology. *1917*. **7,** 294—307.)
Rands, R. D., The production of spores of Alternaria Solani in pure cultures. (Ebenda. 316—317.)
Raunkiær, C., En ny Tulasnella-Art samt Bemærkninger om Tulasnellas systematiske Stilling. (Bot. Tidsskr. *1918*. **36,** 204—209.)
Sawyer, jr., W. H., Development of some species of Pholiota. (Bot. Gaz. *1917*. **64,** 206—229.)
Shear, C. L., and **Stevens, N. E.,** Studies of the Schweinitz collections of Fungi. I. Sketch of his mycological work. (Mycologia. *1917*. **9,** 191—204.)
—, —, II. Distribution and previous studies of authentic specimens. (Ebenda. 333 bis 344.)

Stevens, N. E., s. unter Physiologie.
Taylor, M. W., Preliminary report on the vertical distribution of Fusarium in soil. (Phytopathology. *1917.* **7,** 374—378.)
Theissen, F., und **Sydow, H.,** Synoptische Tafeln. (Ann. Mycol. *1917.* **15,** 389—491.)
Tisdale, W. H., Relation of temperature to the growth and infecting power of Fusarium Lini. (Phytopathology. *1917.* **7,** 356—360.)
Trumbull, H. L., und **Hotson, J. W.,** s. unter Physiologie.
Tubeuf, K. von, s. unter Teratologie u. Pflanzenkrankheiten.
Wartenweiler, A., Beiträge zur Kenntnis der Gattung Plasmopara. (Ann. Mycol. *1917.* **15.** 495—497.)
Westerdijk, J., Luyk, A. van, Bijdrage tot de Mycologiske Flora van Nederland. (Nederl. kruidk. Archief. *1917.* 206—218.)

Flechten.

Borgesen, F., und **Raunkiær, C.,** s. unter Pflanzengeographie und Floristik.
Lynge, B., Index specierum et varietatum Lichenum quae collectionibus »Lichenes exsiccati« distributae sunt. (N. Mag. Natv. *1917.* **55,** 305—384.)

Farnpflanzen.

Bower, F. O., Studies in the phylogeny of the Filicales. VII. The Pteroideae. (Ann. of Bot. *1918.* **32,** 1—68.)

Moose.

Borgesen, F., und **Raunkiær, C.,** s. unter Pflanzengeographie und Floristik.
Bryan, G. S., The archegonium of Catharinea angustata Brid. (Atrichum angustatum.) (Bot. Gaz. *1917.* **64,** 1—20.)
Thériot, I., Contribution à la flore bryologique du Chili. (Rev. chilena Hist. nat. *1917.* **20,** 6—37.)

Gymnospermen.

Dupler, A. W., The gametophytes of Taxus canadensis Marsh. (Bot. Gaz. *1917.* **54,** 115—136.)
Silvén, L., s. unter Pflanzengeographie, Floristik.

Angiospermen.

Branscheidt, P., s. unter Morphologie.
Butters, F. K., and **John, H. S.,** Studies in certain North American species of Lathyrus. (Rhodora. *1917.* **19,** 156—163.)
Harms, H., Über die Geschlechtsverteilung bei Dryas octopetala L. nach Beobachtungen im Kgl. Botanischen Garten Berlin-Dahlem. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 292—300.)
Harris, J. A., On the distribution of abnormalities in the inflorescence of Spiraea Vanhouttei. (Amer. Journ. Bot. *1917.* **4,** 624—636.)
Kloos, A. W. jr., Enkele opmerkingen naar aanleiding van het geslacht Veronica. (Nederl. kruidk. Archief. *1917.* 136—157.)
—, Poging tot een systematische indeeling van de vormen van Bromus unioloides (Willd.) H. B. K., die in Nederland vaargenomen zijn.

Paulsen, O., s. unter Pflanzengeographie, Floristik.

Sawyer, M. L., Pollen tubes and spermatogenesis in Iris. (Bot. Gaz. *1917*. **64**, 159—164.)

Small, J., The origin and development of the Compositae. III. (N. Phytologist. *1917*. **16**, 253—276.)

Stahel, G., s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

Palaeophytologie.

Chapmann, F., A sketch of the geological history of australia plants. The palaeozoic flora. (Victorian Nat. *1918*. **34**, 140—148.)

Eckardt, W. R., Was sagen Jahresringbildung und Jahresringlosigkeit des fossilen Baumwuchses über das Klima der geologischen Perioden? (Die Naturw. *1918*. **6**, 114—116.)

Pflanzengeographie. Floristik.

Bär, J., Die Vegetation des Val Onsernone. Pflanzengeogr. Kom. schweiz. naturf. Ges.; Beiträge z. geol. Landesaufn. 5. Beigel. Ber. schweiz. bot. Ges. *1918*. **26**. Verlag Rascher, Zürich. 1918. 80 S.

Blake, S. F., New Spermatophytes collected in Venezuela and Curaçao by Messrs. Curran and Haman. (Contr. Gray Herb. Harvard Univ. N. S. *1918*. **53**, 30—55.)

Børgesen, F., und **Raunkiær, C.**, Mosses and lichens collected in the former Danish West Indies. (Dansk bot. Arkiv. *1918*. **2**, 1—18.)

Brown, W. H., and **Argüelles, A. S.**, The composition and moisture content of the soils in the types of vegetation at different elevations on Mount Maquiling. (Philippine Journ. Sc. Sec. A. *1917*. **12**, 221—233.)

Butters. F. K., und **John, H. S.**, s. unter Angiospermen.

Coaz, J., Über die Verbreitung der Mistel in der Schweiz. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. *1918*. **16**, 138—195.)

Collins, F. S., und **Hervey, A. B.**, s. unter Algen.

Candolle, C. de, Piperaceae a Jaheri in insulis Key collectae. (Med. Rijks Herb. Leiden. *1918*. **32**, 2 pp.)

Gamble, J. S., Flora of the presidency of Madras. Part II. Celastraceae to Leguminosae-Papilionatae. London. *1918*. 201—300.)

Gates, F. C., The revegetation of Taal volcano, Philippine Islands. (Plant World. *1917*. **20**, 195—207.)

Harper, R. M., The plant population on northern lower Michigan and its environment. (Bull. Torrey bot. Club. *1918*. **45**, 23—42.)

Henrard, J. T., Bijdrage tot de kennis der Nederlandsche Adventiefflora. (Nederl. kruidk. Archief. *1917*. 181—206.)

Heukels, H., Voor Nederland nieuwe Plantensoorten en nieuwe vindplaatsen van zeldzame planten. (Ebenda. 224—136.)

Jansen, P., und **Wachter, W. H.**, Floristische Aanteekeningen XIII und XIV. (Ebenda. 218—242.)

Lingelsheim, A., und **Schröder, B.**, s. unter Algen.

Ostenfeld, C. H., Contributions to West Australian botany. Teil II. (Dansk bot. Arkiv. *1918*. **2**, 1—66.)

—, Stray notes from the tropical West Australia (From »Contributions to West Australien Botany«). (Ebenda. 1—30.)

—, A revision of the West Australian species of Triglochin, Crassula (Tillaea) and Frankenia. (Ebenda. 30—56.)

Paulsen, O., Chenopodiaceae from West Australia (From »Contributions to West Australian Botany«). (Ebenda. 56—66.)

Raunkiær, C., s. unter Ökologie.

Schinz, H., Beiträge zur Kenntnis der afrikanischen Flora. XXIX. N. F. (Vierteljahrsschr. natf. Ges. Zürich. *1917*. **62**, 676—679.)

Silvén, N., Die nordschwedische Kiefer. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. *1918.* **16,** 128—138.)
Vierhapper, F., Juncus biglumis L. in den Radstädter Tauern. (Verh. zool. bot. Ges. Wien. *1917.* **67,** 196.)
Warming, E., Skovene (Fortsættelse). (Bot. Tidskr. *1918.* **35,** 241—400.)
Yapp, R., H., Johns, D., and **Jones, O. T.,** The salt marshes of the Dovey Estuary. Part II. (Journ. of Ecol. *1917.* 65—103.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

Boncquet, P. A., s. unter Bakterien.
Brooks, C., and **Fisher, D. F.,** Irrigation experiments on applespot diseases. (Journ. agr. Res. *1918.* **12,** 109—137.)
Chupp, C., Studies on clubrot of cruciferous plants. (Bull. Cornell Agr. Exp. Stat. *1917.* 387, 421—452.)
Falck, Eichenerkrankung in der Oberförsterei Lödderitz und in Westfalen. (Zeitschr. Forst- u. Jagdw. *1918.* **50,** 123.)
Fromme, F. D., und **Thomas, H. E.,** Xylaria sp. als Ursache der Wurzelfäule des Apfelbaumes in Virginia. (Intern. agr.-techn. Rundsch. *1917.* **8,** 596.)
Gilbert, A. H., and **Bennett, C. W.,** Sclerotinia trifoliorum, the cause of stem rot of clovers and alfalfa. (Phytopathology. *1917.* **7,** 432—442.)
Gravatt, G. F., and **Marshall, R. P.,** Arthropods and gasteropods as carriers of Cronartium ribicola in greenhouses. (Phytopathology. *1917.* **7,** 368—373.)
Harris, J. A., s. unter Angiospermen.
Heinricher, E., Die Bedingungen, unter denen durch den Parasitismus der Zwergmistel Arcenthobium oxycedri) auf Juniperus Hexenbesen entstehen können. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. *1918.* **28,** 193—201).
Hutchinson, C. M., A bacterial disease of wheat in the Punjab. (Mem. Dep. Agr. India. *1917.* **1,** 169—175).
Jehle, R. A., Susceptibility of non-citrus plants to Bacterium Citri. (Phytopathology. *1917.* **7,** 339—344.)
Jones, L. R., Soil temperature as a factor in phytopathology. (Plant World. *1917.* **20,** 229—237.)
Piemeisel, F. J., s. unter Pilze.
Schander, R., Beobachtungen und Versuche über Kartoffeln und Kartoffelkrankheiten im Sommer 1917. (Fühlings landwirtschaftl. Zeitg. *1918.* **67,** 204—226.)
Stahel, G., Über die Inflorescenzen von Theobroma Cacao Linn. und Theobroma bicolor Humb. und ihre Umformung unter dem Einfluß des Krüllotenschimmels (Marasmius perniciosus Stahel.). (Ann. Jard. bot. Buitenzorg. *1918.* **33,** II. sèr. **15,** 95—111).
Tubeuf, K. von, Der Übergang des Rindenblasenrostpilzes, Peridermium Pini, von Kiefer zu Kiefer. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. *1918.* **16,** 280—282.)
Wagner, R., Über zwei Fälle von teratologischer Laubblattmetatopie bei Hakea cristata R. Br. (Anz. ksl. Ak. Wiss. Wien. *1917.* **54,** 327.)
Weiss, J. E., Einfluß der Witterungsverhältnisse auf das Auftreten von Pflanzenkrankheiten und tierischen Schädlingen 1916 und 1917. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. *1918.* **28,** 201—210.)

Angewandte Botanik.

Alt, E., Die Bedeutung der Meteorologie und Klimatologie für Anbau und Züchtung von Heil- und Gewürzpflanzen. (Heil- und Gewürzpfl. *1918.* **1,** 209—214.)
Batchelor, L. D. and **Reed, H. S.,** Relation of the variability of yields of fruit trees to the accuracy of field trials. (Journ. Agar. Res. *1918.* **12,** 245—283.)

Becker, J., Serologische Untersuchung von Kornrade in Mehl und Kleie. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. *1918.* **48,** 417—420.)
Burd, J. S., Water extractions of soils as criteria of their cropproducing power. (Journ. agr. Res. *1918.* **12,** 297—309.)
Butler, O., The cuprammonium washes, their preparation, biological properties and application. (Phytopathology. *1917.* **7,** 235—268.)
Conwentz, H., Merkbuch der Naturdenkmalpflege. Borntraeger Verl. Berlin. *1918.* 109 S.
François, L., Les semences des plantes adventices et leur importance dans les analyses des semences. (Rev. gén. Bot. *1918.* **30,** 97—105.)
Heizmann, H., Amerikanische Baumwolle in den drei letzten Erntejahren sowie der Baumwollenbau im britischen Weltreiche. (Beitr. z. Tropenpflanzer. *1918.* **18,** 101—237.)
Körnicke, M., Die Soja- oder Ölbohne. (Landmann. [Landwirtsch. Wochenschr.] *1918.* 2 S.)
Molisch, H., s. unter Physiologie.
Schander, R., und **Schaffnit, B.,** Untersuchungen über das Auswintern des Getreides. (Landwirtsch. Jahrb. *1918.* **52,** 1—66.)
—, s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.
Schepß, Zur Kiefernharznutzung 1918. (Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. *1918.* **16,** 105—118.)
Tubeuf, K. von, Buchen- und Fichtensamenernte im Jahre 1918. (Ebenda. *1918.* **16,** 260—264.)
—, Unsere Alleen und Alleebäume. (Ebenda. 264—280.)

Technik.

Ridgway, C. S., Method of photographing culture plates. (Phytopathology. *1917.* **7,** 388—391.)

Notiz.

Dr. Eduard Rübel errichtete in Zürich aus eigenen Mitteln das geobotanische Institut, dasselbe dient pflanzengeographischen Forschungen im weitesten Sinne.

Das Herbarium Boissiers wurde dem botanischen Institut in Genf überwiesen, dessen Direktor Prof. Chodat nun zeichnet als Direkteur de l'Institut Botanique et de l'Herbier Boissier. An diesem sind alle Wünsche bezüglich der Benutzung der großen Sammlung zu richten.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.

Die Funktion der Holzgefäße.

Von

E. Giltay (Wageningen-Holland).

Mit einer Abbildung im Text.

Obgleich die Bedeutung der Gefäße für die Saftleitung sehr wahrscheinlich ist, so fehlt, wie Jost in seinen Vorträgen über Pflanzenphysiologie[1] betont, doch ein direkter Beweis für dieselbe.

Am wenigsten beweiskräftig sind wohl die Versuche, bei welchen abgeschnittene Zweige in leichtflüssige Kakaobutter (Elfving), oder auch in Gelatinelösung (Errera) gestellt werden; denn in diesem Falle könnten ja sehr wohl auch andere Elemente durch die erwähnten Substanzen unwegsam gemacht werden.

Zwingender sind die Experimente Vesques und anderer, bei welchen durch Druck der Verschluß erzwungen wird. Doch fragt es sich auch hier, inwieweit dabei auch andere Zellen außer Funktion gestellt werden. Das Parenchym wird zwar durch den mechanischen Angriff öfters vollkommen zerquetscht, und nach Aufhebung des Druckes tritt der Saftstrom sofort wieder ein; aber es wäre doch möglich, daß nach Lösung des Druckes der Strom im zerquetschten Gebiete ungewöhnlichen Bahnen folgte (indem er z. B. durch das zerquetschte Gewebe hindurchgesogen oder gepreßt wurde) und dann höher wieder in normalem Gewebe sich bewog, welches dann sehr wohl nicht aus Gefäßen bestehen könnte.

Auch der Aufstieg durch Farbe oder auf anderen Weisen sich kenntlich machender Flüssigkeiten, in erster Linie in den

[1]) 3e. Aufl., S. 69.

Gefäßen abgeschnittener Zweige[1], beweist, streng genommen, nicht, daß der Strom in intakten Zweigen keinem anderen Weg folgt.

Ich meine daher, daß eine weitere Demonstrationsart nicht ohne Bedeutung ist.

Sie bildet gleichsam das Komplement zu dem letzterwähnten Versuche, indem bei eingewurzelten Pflanzen mit abgeschnittener Laubkrone direkt gesehen wird, daß der aufsteigende Saft sich durch die Gefäße bewegt. Vollkommen beweisend ist, an sich auch meine Versuchsanordnung nicht, denn der gewöhnliche Einwand, daß in intakten Pflanzen der Weg ein anderer sein konnte, ist auch hier nicht zu entkräften. Nur meine ich, daß mehr Wahrscheinlichkeit dafür besteht, daß der untere, eingewurzelte Teil, obgleich ohne Laubkrone, in bezug auf Wasserleitung normal funktioniert, als daß dies bei abgeschnittener Laubkrone ohne Wurzelsystem der Fall sein wird. Aber, wie dem auch sei, jedenfalls füllen sich beide Experimente an, indem sie, ungeachtet der für beide verschiedene Abnormalität der Umstände, auf denselben Weg für den Saftstrom hinweisen, wie wir sofort sehen werden.

Als Versuchspflanzen wurden, neben anderen, namentlich Topfexemplare von Sambucus nigra verwendet. Kurz vor Anfang des Versuches wird die Laubkrone beseitigt, indem der Hauptstengel an geeigneter Stelle quer durchschnitten oder durchsägt wird, und die Wundfläche mit scharfem Rasiermesser geglättet. Zuvor wurde der Oberkörper eines Mikroskopes vom Unterteil abgenommen und wie in der Abbildung sichtbar, auf schwerem Bleiklotz befestigt. Mittels eines kleinen aus der Figur sichtbaren Gestells kann dann leicht auf die Schnittfläche eingestellt werden, und wenn diese letztere nur gut beleuchtet

[1]) Auch sind Fälle bekannt, in denen intakte Pflanzen Substanzen aufnehmen, die im Innern des Pflanzenkörpers. ihren Eigenschaften gemäß verfolgt werden können. Obgleich nun Strasburger dergleichen Fälle für die Bahn des Saftstromes für beweisend hält, so sagt er doch: »Ich kann auf Grund eigener und fremder Untersuchungen mich der Überzeugung nicht verschließen, daß die Wurzeln, welche Salz- und Farbstofflösungen in solchen Mengen aufnehmen, daß ein Nachweis derselben in den trachealen Bahnen möglich wird, nicht mehr im gesunden Zustand sich befinden.« Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, S. 547.)

wird, ist es nicht schwer, alle anatomischen Elemente zu erkennen. Mit Vorliebe verwende ich hierzu die auch abgebildete elektrische Durchleuchtungslampe für ophthalmologische Zwecke nach Dr. Sachs, beschrieben in der Münchener medizinischen Wochen-



schrift, Nr. 17, 1903, und geliefert von der Firma Fritsch in Wien, VIII, Alserstraße 17. Dieselbe besteht in der Hauptsache aus einer einseitig mit Spiegelfläche überzogenen elektrischen Lampe, die von einer kugelförmigen Metallfassung lichtdicht umschlossen ist. Der Spiegelfläche gegenüber ist ein kegelförmiger Teil angesetzt, der innerlich aus durchsichtigem Glas besteht, und das Licht auf die zu beleuchtende Fläche konzentriert.

Auf diese Weise ist es nun nicht mehr schwer, zu beobachten, daß der Saft fortwährend aus den Gefäßen, und bloß aus diesen hervorquillt. Ein Gehilfe muß dann jeden Augenblick die Schnittfläche abtrocknen — was wohl am besten mit über ein Stückchen Holz geschlagenes Tuch geschieht — sonst ist die ganze Wundfläche von Flüssigkeit überdeckt und man kann nicht gut sehen von wo aus nachquillt. Sofort, nachdem der Schnitt getrocknet ist, läßt sich das Gewünschte jedoch sehr gut beobachten.

Wenn nötig, wird durch Begießen mit lauwarmem Wasser die Tätigkeit der Wurzel verstärkt.

Daß auch in anderen Elementen ein viel langsamerer Strom stattfinden könnte, ist natürlich nicht ausgeschlossen, aber die Bahn des schnelleren, und vielleicht ausschließlich stattfindenden Stromes ist nicht zu verkennen.

Besprechungen.

Cohen-Kysper, A., Rückläufige Differenzierung und Entwicklung.

Leipzig. 1918. 85 pp.

Der Gedanke, um dessen Klärung und Verteidigung es dem Verf. in vorliegendem Büchlein in erster Linie zu tun ist, ergibt sich aus der Tatsache, daß jeder Organismus aus einem Ei sich entwickelt und schließlich wieder Eizellen produziert. »In irgendeiner Phase muß die Reihe der Umwandlungen in rückläufigem Sinne erfolgen, wenn ein gleiches System, wie es die Entwicklung einleitet, am Ende der Entwicklung wieder zum Vorschein kommen . . . . soll.« Den rückläufig orientierten Teil der Entwicklung findet Verf. in der Furchung des Eies: rückläufige Differenzierung ist sie für ihn deswegen, weil bei der Teilung des Eies die in ihm schlummernden Potenzen für jeden neugebildeten Teil an Zahl geringer werden. Nach der Furchung beginnt die Periode der aufsteigenden Differenzierung: auf doppelter Phasenbahn — somatischer und Keimbahn — strebt das Ganze seiner gesetzmäßigen Zusammensetzung zu.

Jeden Entwicklungsvorgang sucht Verf. dynamisch als Streben zu einer »Ausgleichslage« zu verstehen (»Leben ist ständige Wiederherstellung des ständig aufgehobenen Ausgleichs«). Eine Keimzelle wird durch den Befruchtungsakt aus dem Ausgleich gebracht: »Die Wiederherstellung ihres Ausgleichs erfolgt im Verband des übergeordneten Systems, aus dem sie hervorgegangen ist.«

Verf. erläutert seine Auffassungen vor allem an tierischen Objekten, geht aber wiederholt und namentlich am Schluß seines Werkes auch auf die Pflanzen ein. Daß bei diesen manche seine Lehre betreffenden Entwicklungsvorgänge wesentlich anders verlaufen, als bei den Tieren (Wachstumstätigkeit der Vegetationspunkte u. a.), hebt Verf. wiederholt hervor und führt ihn zu entsprechender Ergänzung und Modifikation seiner Theorien. Ihre Annahme wird dem Botaniker wegen der mangelnden Spezifizität der Pflanzenzellen, auf die Verf. nicht eingeht, Schwierigkeiten machen.

Küster.

Bateson, W., and **Pellew, C.**, On the genetics of Rogues among culinary Peas (Pisum sativum).
Journ. of genetics. 1915. **5**, 13—36.

Biffen, The suppression of characters on crossing.
Ibid. S. 225—228.

Backhouse, W. O., The inheritance of glume lenght in Triticum polonicum. A case of zygotic inhibition.
Ibid. 1918. **7**, 125—133.

St. Clair Caporn, A., The inheritance of tight and loose paleae in Avena nuda crosses.
Ibid. S. 229.

—, An account of an experiment to determine the heredity of early and late ripening in an oat cross.
Ibid. S. 247.

—, On a case of permanent variation in the glume lenghts of extracted parental types and the inheritance of purple colour in the cross Triticum polonicum and T. Eloboni.
Ibid. S. 259.

Den im folgenden besprochenen Arbeiten aus dem Journal of genetics ist gemeinsam, daß die in ihnen behandelten Vererbungsversuche zu mancherlei von den gewohnten Verhältnissen abweichenden, teilweise recht bedeutsamen Ergebnissen, geführt haben.

In der ersten Arbeit handelt es sich um bestimmte abweichende Formen — Rogues — welche gelegentlich unter typischem Erbsenmaterial auftreten. 'The term 'rogue' is applied by English seed growers to any plants in a crop which do not come true to the variety sown.' Die von den Autoren zur Kreuzung herangezogenen 'rogues' unterscheiden sich einmal 'by the smallness of their appendicular part's' vom Typus. Im ganzen sind sie mindestens so groß als der Typus, zumeist noch wenig größer, aber ihre Nebenblätter, Blättchen und Kronenblätter sind relativ klein und schmal, wobei die ganze Pflanze indessen völlig gesund ist. Außer kleineren Differenzen in der Gestaltung der Blätter kommt als besonders wichtiger weiterer Unterschied in Frage, daß die Hülsen der 'rogues curve upwards along the dorsal suture.' Auch eine geringere Größe der Samen und ein Unterschied im Geschmack ist zu bemerken.

Zunächst wurde nun zweifelsfrei die schon immer von gärtnerischer Seite bekannte Tatsache bestätigt, daß solche abweichende Pflanzen in der Nachkommenschaft typischer, durchaus rein erzogener Pflanzen von Zeit zu Zeit auftreten. Andererseits ergab sich, daß die 'rogues' konstante Nachkommenschaft ergeben und keine typischen Exemplare hervorbringen. Besonders in einer Rasse, Early giant, kommt es dann auch zum Auftreten von in manchen Hinsichten intermediären Individuen.

Das genauere Studium der Nachkommenschaft ließ die Nicht-rogue-Pflanzen in 2 Gruppen einteilen.

1. solche, welche aus einer großen Majorität von typischen Pflanzen mit nur gelegentlich auftretenden Rogues weniger abweichender Bildung bestehen.

2. solche, welche aus nur vereinzelten Typen und einer Majorität von Abweichenden bestehen.

Von besonderem Interesse sind nun die zwischen Typen und Rogues ausgeführten Kreuzungen. Es ergaben sich, ganz gleichgültig, in welcher Richtung die Kreuzungen ausgeführt worden waren, in F_1 Pflanzen, welche in der Jugend den Typuscharakter aufwiesen, im ausgewachsenen Zustand aber stets nur Rogues waren. Diese F_1-Rogues brachten auch in der weiteren Nachkommenschaft immer wieder nur Rogues hervor. Also eine Abspaltung von Typen war nicht mehr zu beobachten, wenngleich die anderen zur Beobachtung gelangenden Charaktere beider Eltern stets aufmendelten, demnach an Gametenausscheidung nicht zu denken ist. Dieses Verhalten wurde in 50 Familien festgestellt. Nur in zwei weiteren Familien ergaben sich Ausnahmen, auf die wir aber hier nicht näher eingehen können.

Dieses von den bisherigen mendelistischen Erfahrungen völlig abweichende Verhalten läßt sich z. Z. noch nicht erklären. Es ist zweifellos, daß die Rogues die Eigentümlichkeiten, welche den Typen zukommen, durch Kreuzung verlieren. Auf die Frage nach den Ursachen für diesen Verlauf heißt es: »The only answer to this question which we can offer is that when introduced from one side only of the parentage these elements are in some way used up and cut out of the germ-lineage in the early stage of the somatic development.«

Es wird weiterhin erörtert, ob die Differenzen zwischen den großblättrigen Typen und schmalblättrigen Rogues vielleicht ähnlich wie bei gigas-Formen auf die Chromosomenzahl zurückzuführen seien, doch hat sich bisher noch kein sicherer Anhalt dafür geboten. Zudem sind die Vererbungsverhältnisse hier durchaus anders, als in den übrigen bekannten gigas-Fällen.

Eine nachträglich hinzugefügte Beobachtung ist vielleicht später dazu angetan, weitere Klärung zu bringen. Es fand sich nämlich eine Pflanze, welche im ganzen Rogue war, aber einen typgleichen Zweig hatte. Der letztere ergab neben Rogues Typen, alle anderen Zweige nur Rogue-Nachkommen. Die Verff. schließen daraus auf eine eventuelle Mosaikzusammensetzung der Pflanzen nach Typus- und Rogue-Eigenschaften.

Biffen, welcher seine Untersuchungen an diejenigen von Bateson und Pellew anschließt, beschreibt eine Kreuzung von Rivet wheat (T. turgidum) mit Polish wheat (T. polonicum). Die erstere Form hat graue Spelzen und zeigt die graue Färbung bei Kreuzung mit andersfarbige Spelzen besitzenden Formen stets vorkoppelt mit zarter seidiger Behaarung. Im übrigen aber tritt in allen Kreuzungen, mit Ausnahme der gleich näher zu betrachtenden mit polonicum, stets wohlverständliche Mendelsche Spaltung auf. Ganz anders bei Kreuzungen mit T. polonicum. Hier tritt in F_1 eine blaßgelbe Spelzenfarbe hervor. Die F_2 aber gibt immer wieder die Spelzenfarbe von Triticum polonicum, also weiß. Der Autor hat über 500 Kulturen mit je 50—100 Pflanzen, im ganzen ungefähr 100000 Pflanzen erzogen, welche niemals wieder die graue Farbe des Rivet wheat hervorbrachten. Diese Unterdrückung der grauen Farbe infolge der Kreuzung setzt Verf. in Beziehung zu der Unterdrückung des Typencharakters nach Kreuzungen mit Rogues bei Pisum. Während aber in dem Falle der Rogues in F_1 in den jugendlichen Pflanzen der Typcharakter noch zu erkennen ist, ist er bei einer Biffenschen Weizenkreuzung vollkommen verschwunden. Verf. hält es für möglich, daß solche Unterdrückung von Charakteren bei Weizen verbreiteter ist als es jetzt erscheint. Er vermutet, daß auch in den von Nilson-Ehle beschriebenen plurifaktoriellen Weizenkreuzungen ähnliche Verhältnisse vorliegen können.

Backhouse (Februar 1918) hat nun die Kreuzung Rivet × polish in Argentinien weiter untersucht und zwar an Material, welches er aus Biffens Kreuzungen als Körner mitgenommen hatte, welches also mit dem in England untersuchten Material identisch war. In F_1 ergab sich in Argentinien eine ausgeprägte Färbung der Spelzen. Das F_2-Material wurde teils im Norden, teils in der Mitte, teils im Süden des argentinischen Weizenbaugebietes ausgesät. Während im Norden alle Individuen wie in England farblos waren, zeigten sich auf der Höhe von Buenos-Aires einige kurzspelzige gefärbt, im Süden aber war die Färbung bei einer Anzahl Individuen sehr ausgesprochen.

Während also in England und Nordargentinien die Färbung nach Kreuzung verschwindet und in keiner folgenden Generation wieder

hervortritt, zeigen die Kulturen im mittleren und südlichen Argentinien, daß die Färbung dennoch vorhanden ist und unter geeigneten klimamatischen Bedingungen hervortritt. 'The cause of the suppression of colour in this particular cross must be sought for in the shape of an inhibitor, brought in, either by polish wheat and meeting something in Rivet to release it, as it were, or vice versa.'

Von besonderem Interesse sind weiter die Kreuzungen, welche Backhouse zwischen langspelzigem polonicum-Weizen und kurzspelzigem durum- oder turgidum-Formen anstellte. Es ergab sich dabei, daß, wenn Langspelzigkeit auftritt, die Spelzenbehaarung unterdrückt wird. Die F_1 einer Kreuzung von schwachbehaartem, langspelzigen polonicum-Weizen und kurzspelzigem, kahlen durum bringt mittellangspelzige, viel stärker, als der polonicum-Elter behaarte Individuen hervor. In der F_2 zeigen sich die Pflanzen mit um so behaarteren Spelzen, je kürzer die Spelzen sind. Wurden die kurzspelzigen auf Behaarung untersucht, so ergab sich ein Verhältnis von 40 Behaarten auf 15 Unbehaarte. Die 56 Längstspelzigen waren sämtlich nicht behaart, während die Mittellangen je 85 behaarte und 31 unbehaarte Individuen aufwiesen. Die F_3 der Langspelzigen ergab mit Ausnahme zweier Pflanzen nur wieder Langspelzige; und was besonders bemerkenswert ist: alle waren auch kahl. Um nun festzustellen, ob die Spaltung der Spelzenlänge durch das Vorhandensein der Behaarung beeinflußt wird, wurden Kreuzungen zwischen kahlen polonicum-Linien und kahlen durum-Formen angestellt. In der F_2 gab es nun kahle Individuen und daneben unter den Kurzspelzigen Behaarte, welche in F_3 behaart: glatt wie 3 : 1 ergaben. Dies lehrt, daß die Langspelzigkeit die dominante Eigenschaft der Behaarung zu unterdrücken imstande ist.

Ganz entsprechend liegen die Verhältnisse bei der Kreuzung polonicum und einem Rivet ähnlichen turgidum. Hier zeigt sich zudem, daß auch die graue Spelzenfarbe, weche ja nach Biffen (vgl. Abh. 2) mit der Behaarung immer gemeinsam auftreten soll, durch die Langspelzigkeit ebenfalls gehemmt wird. Mit einer einzigen Ausnahme fielen alle vollgefärbten Individuen stets auf Kurzspelzige. Von Interesse ist aber, daß Behaarung und Färbung hier dennoch unabhängig voneinander sein müssen, wie aus dem von Backhouse mitgeteilten Kurvenverlauf für das Auftreten beider Eigenschaften hervorgeht.

Im Augustheft desselben Jahres (1918) berichtet sodann Caporn über eine Reihe von Kreuzungsversuchen mit Hafer und Weizenarten. In der ersten Arbeit werden Kreuzungen zwischen einigen Avenaformen ausgeführt. Thousand Dollar, Ligowo und Nubischer Schwarzer einerseits haben »dichte Körner«, d. h. solche, welche dicht von den

sklerotisierten Spelzen umschlossen werden und beim Dreschen nur ausnahmsweise ausfallen. Die Ährchen sind 2 bis 3-, sehr selten 4körnig. Als anderer Partner kam Avena nuda zur Kreuzung. Die Spelzen dieser Sorte sind häutig und nicht oder nur teilweise sklerotisiert. Die Körner sitzen lose in den Spelzen und fallen beim Dreschen leicht aus, doch kommen in niederen Prozentsätzen auch »dichte Körner« vor. Rein dichtkörnige Nachkommenschaft geben diese Formen nie. Die Ährchen sind bedeutend länger als bei den beiden erstgenannten Formen und enthalten ungefähr 9 Körner.

In F_1 treten die vielblütigen nuda-Ährchen in wechselnden Prozentsätzen in den Rispen neben den wenigblütigen Typen der anderen Formen auf. Der Spelzencharakter kommt in allen Übergängen von der einen zur anderen Form in den F_1-Rispen vor. In F_2 kommt es zur Abspaltung von einem Viertel »Dichtkörnigen« und drei Vierteln, welche niemals rein »dichtkörnige« Nachkommenschaft ergeben. Das Resultat konnte erst nach verschiedentlichen Korrekturen erzielt werden. Die Gruppe, welche niemals rein »Dichtkörnige« abgibt, enthält unter sich verschiedene Formen, welche scheinbar noch durch andere Faktoren bedingt werden. Die geringe Zahl der Körner pro Ährchen und die Dichtkörnigkeit sind fest verkuppelt, es kommt niemals zu crossing over. Graue und braune Farbe, deren Verhalten nach Kreuzungen nebenbei studiert wurde, spalten dagegen rein auf.

In der 2. Arbeit berichtet Verf. über Kreuzung früh und spät reifender Hafervarietäten: Mesdag reifte vom 10. bis 24. August, Hopetowu vom 4. bis 21. September. In F_1 war die Reifezeit intermediär, in F_2 trat erhebliche Spaltung auf; aus umfangreichen F_3-Studien schließt Verf. auf das Vorhandensein von drei Genen, doch bleiben die Kreuzungen darauf noch weiter zu studieren.

In der 3. besonders interessanten Abhandlung wird über Kreuzungen zwischen langspelzigem Triticum polonicum und kurzspelzigem Eloboni berichtet. F_1 ist intermediär, in F_2 kommt es zu Aufspaltung 1 : 2 : 1. Dabei ist aber sehr bemerkenswert, daß die Langspelzigen der F_2 ebenso wie die daraus erzielten F_3-Familien im Durchschnitt kürzere Spelzen haben, als der langspelzige Elter polonicum; nicht sicher erwiesen, aber dem Augenschein nach waren andererseits die Kurzspelzigen der F_2 usw. längerspelzig als der kurzspelzige Elobonielter. Die Spelzenlänge wäre also in F_2 durch die Kreuzung verändert herausgespalten.

Die Färbung der Elobonikörner ist rot, beruhend auf roter Saftfärbung in der »Gürtelzellenschicht«; den polonicum-Körnern fehlt dieser Farbstoff. Bei Kreuzung sind in F_1 alle Körner rot. In F_2

kommt es zu einer Spaltung, in 27 purpurn, zu 8 gestreift, zu 123 ungefärbt. Die Gestreiften treten in F_2 plötzlich neu auf. Es wurden sodann zahlreiche F_3 erzogen. Dabei ergab sich das auffallende Resultat, daß hier niemals eine Spaltung analog der in F_2 zustande kam. Die Zahlenverhältnisse waren stets andere. Eine ausreichende Erklärung für dieses Verhalten war nicht zu erbringen, wenngleich einige theoretische Versuche dazu gemacht wurden. E. Lehmann.

White, O. E., Inheritance studies in Pisum. I. Inheritance of Cotyledon Color.

American Naturalist. 1916. **50,** 530.

Verf. ist mit einer faktoriellen Untersuchung aller Arten und Varietäten von Pisum beschäftigt und bringt hier als erste Abhandlung eine Mitteilung über die Vererbungsverhältnisse der Kotyledonenfärbung.

Bei bisher allen — und wie bekannt sehr zahlreichen — Kreuzungsuntersuchungen zwischen Erbsen mit grünen und gelben Kotyledonen, von Mendels Zeiten bis heute, hatte man stets Dominanz der gelben über die grüne Farbe feststellen können. In F_2 war dann Spaltung nach dem einfachen Mendelschen Schema aufgetreten, bekanntlich ja das klassische Beispiel Mendels selbst. Verf. stellt die bisherigen Daten über diese Kreuzungen historisch zusammen. Bei seinen eigenen Untersuchungen findet er zunächst auch bei Kreuzung zwischen 40 Arten und Varietäten von Pisum die gelbe Farbe stets dominierend. Eine Ausnahme aber macht die von Haage und Schmidt bezogene, gelbe Kotyledonen ausbildende Varietät Goldkönig. Bei Kreuzung dieser mit grünen Varietäten dominiert grün in F_1, in F_2 kommt es zur Spaltung 3 grün: 1 gelb, also durchaus das umgekehrte Resultat als bisher. Hier dominiert grün. Wird Goldkönig mit anderen gelben Varietäten gekreuzt, so ergibt die F_1 lauter gelbe Individuen, in F_2 kommt es zu einer Spaltung in 13 gelb zu 3 grün. Dieses Verhalten wird vom Verf. theoretisch erklärt wie folgt. Alle Erbsenvarietäten, die mit gelben wie die mit grünen Kotyledonen besitzen einen Faktor gelb (Y), die dominant gelben dazu einen Faktor für grün (G) und einen weiteren, welcher bei der Reife das Grün in Gelb abschießen (fade) läßt (I). Den grünen Varietäten fehlt der Faktor I. Die Varietät Goldkönig besitzt nur den Faktor für gelb (Y). Die Formeln wären dann die folgenden:

YYGGII dominant gelbe Varietäten,
YYggii rezessiv gelbe Varietät (Goldkönig),
YYGGii grüne Varietäten.

Untereinander gekreuzt ergibt das:

(1 × 2) YYGgIi (F_1) gelb (F_2) 13 gelb : 3 grün,
(1 × 3) YYGGIi (F_1) gelb (F_2) 3 gelb : 1 grün,
(2 × 3) YYGgii (F_1) grün (F_2) 1 gelb : 3 grün.

Die Zahlenverhältnisse von F_2- und F_3-Nachkommenschaften bestätigen die Annahme. E. Lehmann.

Kniep, H., Über die Bedingungen der Schnallenbildung bei den Basidiomyceten.

Flora. N. F. (Stahl-Festschr.) 1918. **11/12,** 380—395.

Durch den vom Verf. geleisteten Nachweis der Homologie zwischen den Schnallenhyphen der Basidiomyceten und den ascogenen Hyphen der Ascomyceten haben die Schnallenbildungen ein bedeutend erhöhtes Interesse gewonnen: sie sind nicht mehr bloß beliebige anatomische Eigentümlichkeiten der Hyphen, sondern sie stehen in enger Beziehung zu den Fragen der Geschlechtsvorgänge und des Kernplasmawechsels der höheren Basidiomyceten. Dadurch erhält aber auch die weitere Frage eine Bedeutung, ob und inwieweit eine Abhängigkeit dieser Schnallenbildung von den Kulturbedingungen besteht. Verf. hat dies näher untersucht und kommt zu folgenden Ergebnissen: Geht man bei den Kulturversuchen von diploiden Hyphen aus, d. h. von solchen Hyphen, an denen die Schnallenbildung bereits eingesetzt hat, so zeigen verschiedene Basidiomyceten ein ungleiches Verhalten: Arten, bei denen die Schnallen mehr oder weniger unregelmäßig, unkonstant auftreten, ließen bei Kultur im Innern von Agar oder Nährlösung meistens (für 11 Arten konstatiert) eine mehr oder weniger vollständige Unterdrückung der Schnallen erkennen (eine Ausnahme bildeten 3 Stereumarten, bei welchen die untergetauchte Kultur ohne Einfluß blieb). Solche Arten dagegen, die regelmäßig, an allen Querwänden Schnallen bilden — es wurden von diesen 30 untersucht — büßen diese Eigenschaft auch im Innern flüssiger Substrate nicht ein. — Anders liegt aber die Sache, wenn man von haploiden Stadien ausgeht, d. h. von Sporen oder jungen Mycelien, bei welchen die Schnallenbildung noch nicht eingesetzt hat: bringt man solche (untersucht wurden Armillaria mucida, Collybia butyracea und Schizophylleum commune, drei Arten mit regelmäßiger Schnallenbildung) im Innern flüssiger Nährmedien zur Entwicklung, so wird das Eintreten der Schnallenbildung erheblich verzögert; mit anderen Worten, es wird die haploide Phase verlängert, der Eintritt

der diploiden verzögert. Durch dieses Verhalten unterscheiden sich nun die untersuchten Basidiomyceten von den meisten in dieser Hinsicht bisher bekannten Ascomyceten insofern, als bei letzteren durch untergetauchte Entwicklung des Mycels die Entwicklung der den Schnallenhyphen homologen ascogenen Hyphen gänzlich unterdrückt wird. Da nun Verf. der Ansicht ist, daß sich die höheren Basidiomyceten phylogenetisch direkt von den Ascomyceten ableiten und nicht bloß eine Parallelreihe zu diesen darstellen, so erblickt er in der erwähnten Verzögerung der Paarkern- und Schnallenbildung eine bis zu einem gewissen Grade erfolgte Erhaltung einer Vorfahreneigenschaft. Er spricht diese Ansicht allerdings mit großer Zurückhaltung aus und mit Recht, wenn man bedenkt wie klein noch die Zahl der auf diese Verhältnisse hin untersuchten Arten ist. Ed. Fischer.

Klebahn, H., Impfversuche mit Pfropfbastarden.

Flora. N. F. (Stahl-Festschr.) 1918. **11/12,** 418—430.

Die Frage, wie sich eine Periklinalchimäre einem parasitischem Pilze gegenüber verhält, für den ihre beiden Komponenten ungleich empfänglich sind, war schon früher vom Ref. und seiner Schülerin Gertrud Sabli für die Crataegomespili und die auf Crataegus parasitierenden Gymnosporangien untersucht worden. Ein noch günstigeres Objekt für solche Versuche bieten aber die von Winkler bezogenen Periklinalchimären zwischen Solanum Lycopersicum und Solanum nigrum und zwar deshalb, weil hier viel mannigfaltigere Kombinationen der beiden Komponenten bekannt sind. Mit außerordentlichem Interesse verfolgt man daher die Infektionsversuche, welche Klebahn an denselben ausgeführt hat. Die Pilze, die dabei zur Verwendung kamen, waren Septoria Lycopersici Spez. und Cladosporium fulvum Coeke. Beide befallen nur die Tomate, während Solanum nigrum beiden gegenüber gänzlich immun ist. Klare Ergebnisse konnten allerdings nur beim ersten Parasiten erhalten werden; der zweite versagte, weil zu der Zeit, in welcher der Wirt sich für die Infektion eignete, kein ganz gutes Infektionsmaterial zur Verfügung stand. Wir berücksichtigen daher im Folgenden auch nur die Versuche mit Septoria. Vorangeschickt sei, daß deren Keimschläuche — im Gegensatz zu den Basidiosporenkeimschläuchen von Gymnosporangium — durch die Spaltöffnungen eindringen. Das weitere Verhalten auf den verschiedenen Solanumchimären war nun folgendes:

1. Solanum tubingense (nur die Epidermis gehört der für Sep-

toria empfänglichen Tomate an; das innere Gewebe besteht aus unempfänglichem Solanum nigrum). Resultat: Die Impfung blieb fast ohne Erfolg. Die Hyphen drangen zwar in die Spaltöffnungen ein, verbreiteten sich aber im Mesophyll nicht weit, bildeten auch keine Pykniden.

2. Solanum proteus (zwei oder mehr Oberflächenschichten bestehen aus empfänglichen Tomatengeweben, die inneren aus unempfänglichen Solanum nigrum). Resultat: Starke Infektion, der Pilz findet in dem außen gelagerten Tomatengewebe fast ebenso günstige Entwicklungsbedingungen wie in reinen Tomatenblättern.

3. Solanum Koelreuterianum (die Epidermis besteht aus unempfänglichem Solanum nigrum, das Innengewebe aus empfänglichem Solanum Lycopersicum). Resultat: Reichliche Infektion. Hyphen dringen durch die Spaltöffnungen ein und verbreiten sich in Palissaden- und Schwammgewebe.

4. Solanum Gaertnerianum (mindestens zwei Oberflächenschichten bestehen aus unempfänglichem Solanum nigrum, das Innere aus empfänglichem Solanum Lycopersicum). Das Ergebnis der Infektion war nicht in allen Versuchen übereinstimmend: in zwei derselben drang der Pilz nicht ein, in einem später ausgeführten ergaben sich an einigen Stellen Infektionen und sogar Pykniden, aber diese zeigten sich nur an Stellen des Mesophylls, die sich durch Vorhandensein von Kristallsand als Gewebe von Solanum Lycopersicum kundgaben.

5. Solanum Darwinianum (zwischen der Epidermis und dem innern Gewebe, die beide dem unempfänglichen Solanum nigrum angehören, lagert eine Schicht Burdonengewebe). Es ergab sich hier stellenweise Mycel und hie und da zeigten sich Pykniden. Das Burdonengewebe ist also wahrscheinlich empfänglich.

Man kann also sagen, daß eine einzige Oberflächenschicht von immunem Gewebe das tiefer liegende empfängliche vor Infektion nicht zu schützen vermag, wohl aber genügen dazu, wenigstens in gewissen Fällen, zwei Schichten. Dieses Ergebnis steht in Übereinstimmung mit den Beobachtungen von G. Sabli an den mit Gymnosporangium clavariaeforme infizierten Crataegomespili. Umgekehrt genügt das Vorhandensein einer einzigen empfänglichen Oberflächenschicht dem Pilze nicht zu richtiger Entwicklung, es müssen dazu wenigstens zwei Schichten vorhanden sein. Für die Frage, ob ein Komponent der Chimäre die Empfänglichkeit des anderen beeinflußt, läßt sich aus den Versuchen kein entscheidendes Argument beibringen. Immerhin ist es beachtenswert, daß in dem unter 1 erwähnten Versuch das Mycel in das aus sonst unempfänglichem Solanum nigrum bestehende Mesophyll eindrang. Doch entwickelte es sich hier nur schwach. Ed. Fischer.

Tischler, G., Untersuchungen über den anatomischen Bau der Staub- und Fruchtblätter bei Lythrum Salicaria mit Beziehung auf das „Illegitimitätsproblem“.

Flora. 1918. N. F. **11/12**, 162—193. (Stahl-Festschr.) Mit 1 Taf. u. 3 Abb. im Text.

Die Frage nach der morphologischen Anpassung zwischen den verschiedenen Pollentypen und den »zugehörigen« Griffeltypen bei heterostylen Blütenpflanzen beschäftigt die Blütenbiologie bis in die neueste Zeit noch immer lebhaft. Für das trimorph-heterostyle Lythrum Salicaria läßt sich nicht bestreiten, daß die langen Staubblätter beträchtlich größeren Pollen haben als die mittleren und kurzen. Der Verf. hat dazu neulich (1917) noch ein weiteres unterscheidendes Merkmal entdeckt, insofern, als die großen, grünen Pollenkörner zur Zeit des Stäubens noch stärkereich sind, während in den mittelgroßen und kleinen, gelben Körnern zu dieser Zeit die Stärke schon in Fett umgewandelt ist. Der Vergleich der Staubblätter — an mittelgriffligen Individuen können lange und kurze Stamina aus derselben Blüte miteinander verglichen werden — hat nun gezeigt, daß auch die Antherenwand der beiden Staubgefäßformen ähnliche Unterschiede in der Zellgröße aufweist wie der Pollen und daß die langen Staubblätter besser entwickelte Leitbündel besitzen als die mittellangen und die kürzesten. Die beiden letzten Typen erscheinen also gegenüber den langen Stamina in verschiedener Beziehung als Hemmungsbildungen, und mit der ganzen zunächst vielleicht nur quantitativen Veränderung des Stoffwechsels kann auch die nach Größe, Farbe und Zellinhalt verschiedene Ausbildung des reifen Pollens zusammenhängen. Die Zellkerne der großen Pollenkörner sind nicht merklich größer als die der kleineren; die haploide Chromosomenzahl ist wahrscheinlich 24.

Was für die heterostylen Primeln feststeht, nämlich, daß die für die Aufnahme der großen Pollenkörner »bestimmten« langen Griffel größere Narbenpapillen haben als die kurzen, ist für Lythrum Salicaria auch behauptet worden, aber der Verf. bestreitet die Richtigkeit dieser Angaben. Die Variabilität der Maße der Narbenpapillen ist hoch, und die Messung von 360 Papillen von je sechs Individuen der drei verschiedenen Typen ergab eine Variationskurve mit nur einem Haupt- und einem schwachen Nebengipfel. Wenn also bei den Primeln die bekannten Größenverhältnisse von Pollenkörnern und Narbenpapillen, besonders nach den Darlegungen von Correns, nicht als zweckmäßige Anpassung aufgefaßt werden können, so ist bei Lythrum die entsprechende morphologische Erscheinung überhaupt nicht verwirklicht.

Auch sonst besteht im anatomischen Bau zwischen den drei Griffelformen kein Unterschied, vor allem die Leitbündel sind gleich gut entwickelt. Überhaupt sind die kürzeren Griffel den langen gegenüber nicht einfach als gehemmt zu bezeichnen, weil sie »erheblich breiter« sind als die langen, »zum mindesten unterhalb der Narbe«.

Das Phänomen eines konstanten Trimorphismus bei unserer Pflanze hält der Verf. aber gegenüber radikaleren Kritikern doch für tatsächlich gegeben, und die Erfahrungen über den Erfolg legitimer und illegitimer Bestäubung führt er auf stoffwechselphysiologische Unterschiede zwischen den verschiedenen Staub- und Fruchtblattformen zurück, Unterschiede, die vielleicht nur quantitativer Art sind und im Zusammenhang mit den morphologischen Hemmungserscheinungen sich eingestellt bzw. diese Hemmungen verursacht haben. Renner.

Neue Literatur.

Allgemeines.

Fischer, E., Die Beziehungen zwischen Sexualität und Reproduktion im Pflanzenreich. (Mitt. natf. Ges. Bern. *1918.* 4 S.)

Greguss, P., Ein Gedanke zur polyphyletischen Entwicklung der Pflanzenwelt. (Beih. bot. Centralbl. *1918.* **36,** 2. Abt., 229—269.)

Lehmann. O., Die Lehre von den flüssigen Krystallen und ihre Beziehung zu den Problemen der Biologie. (Ergebnisse der Physiologie von L. Asher und K. Spiro, Bd. XVI, p. 255—509, 1917.)

Lotsy, J. P., Het aan de wetenschap eigene overdrijven en daaraan voor de praktijk verbonden gevaren. (Jaarb. Ver. »Studiebelangen« Wageningen. *1917/18.* 23—47.)

Pringsheim, E., Die Pflanze als Bauwerk. (Die Naturw. **6,** 293—295.)

Vries, H. de, Opera e periodicis collata. Vol. I. Utrecht, A. Oosthoek. *1918.* 630 S.

Wettstein, R. von, Über einige bemerkenswerte Analogien in der Entwicklung großer Pflanzengruppen. (Verh. zool. bot. Ges. *1918.* **68,** [16]—[18]).

Zelle.

Janson, E., Über die Inhaltskörper der Myriophyllum-Trichome. (Flora. N. F. *1918.* **10,** 265—269.)

Meyer, A., s. unter Ökologie.

Moreno, J. M., Técnica de las comunicaciones plasmáticas en las células vegetales. (Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. *1918.* **18,** 169—177.)

Mottier, D. M., Chondriosomes and the primordia of chloroplasts and leucoplasts. (Ann. of Bot. *1918.* **32,** 91—114.)

Rivett, M. F., The structure of the cytoplasm in the cells of Alicularia scalaris Cord. (Ebenda. 207—214.)

Gewebe.

Bryce, G., On the formation of nodules in the cortex of Hevea brasiliensis. (Ann. R. Bot. Gard. Peradeniya. *1917.* **6,** 257—290.)

Dauphiné, A., Sur la valeur des formations libéro-ligneuses supplémentaires chez certaines monocotylédones. (Ann. sc. nat. 9 Sér. bot. *1917.* **20,** 309—314.)

Galambos, M., A hazai Thymelaeaceák szövettana. (Die Histologie der magyarischen Thymelaeaceae.) (Bot. Közl. *1917.* **16,** 69—99.)

Kofler, J., Der Dimorphismus der Spaltöffnungen bei Pandanus. (Österr. bot. Zeitschr. *1918.* **67,** 186—196.)

Möbius, M., Merkwürdige Zeichnungen auf Marantaceenblättern. 2. Teil. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 323—332.)

Rendle, A. B., The use of microscopical characters in the systematic study of the higher plants. (Journ. Quekett micr. Club. 2. *1918.* **13,** 353—360.)

Schilling, E., Eigentümliche Ausgestaltung der Gefäßbündelscheide bei Eleocharis plantaginea. (Zeitschr. f. Bot. *1918.* **10,** 512—517.)

Sharples, A., s. unter Angiospermen.

Voigt, E., Beiträge zur Lebensgeschichte des Pflanzenmarkes. Leipzig. *1917.* 58 S.

Morphologie.

Grau, E., Untersuchungen über die Regeneration der Vegetationspunkte an abgeschnittenen Sprossen im Hinblick auf Pfropfbastarde. Königsberg. *1917.* 74 S.

Mallock, A., Growth of trees, with a note on interference bands formed by rays at small angles. (Proc. R. Soc. London. *1918.* B. **90,** 186—199.)

Murbeck, S., Über staminale Pseudapetalie und deren Bedeutung für die Frage nach der Herkunft der Blütenkrone. (Lunds Univ. Årsskrift. N. F. *1918.* 2. **14,** 58. S.)

Plaut, M., Über die morphologischen und mikroskopischen Merkmale der Periodizität der Wurzel, sowie über die Verbreitung der Metakutisierung der Wurzelhaube im Pflanzenreich. (Festschr. 100jähr. Best. kgl. württemb. landw. Hochschule Hohenheim. *1918.* 129—151.)

Pringsheim, E., Über Kolonien mit Wachstum in einseitswendigen Spiralen. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. *1918.* **48,** 513—515.)

Rüter, E., Über Vorblattbildung bei Monokotylen. (Flora. N. F. *1918.* **10,** 193—261.)

Studnička, K., Die Übereinstimmung und der Unterschied in der Struktur der Pflanzen und der Tiere. (Sitzgsber. kgl. böhm. Ges. Wiss., math.-nat. Kl. *1917.* [*1918.*] 1—91.)

Physiologie.

Boas, F., Weitere Untersuchungen über die Bildung löslicher Stärke bei Schimmelpilzen, mit besonderer Berücksichtigung der Frage nach der Eiweißsynthese der Schimmelpilze. (Bioch. Zeitschr. *1918.* **86,** 110—124.)

Boysen-Jensen, P., Studies on the production of matter in light- and shadow-plants. (Bot. Tidskr. *1918.* **36,** 219—260.)

Brown, W., s. unter Ökologie.

Chien, S. S., Peculiar effects of barium, strontium and cerium on Spirogyra. (Bot. Gaz. *1917.* **63,** 406—409.)

Currie, J. N., The citric acid fermentation of Aspergillus niger. (Journ. Biol. Chem. *1917.* **31,** 15—37.)

Djenab, K., und **Neuberg, C.,** Über die Saccharophosphatase der Hefen und die Vergärung der Rohrzuckerphosphorsäure. (Bioch. Zeitschr. *1917.* **82,** 391—411.)

Fischer, H., Die Kohlensäure-Frage, ist sie neu oder alt? (Centralbl. f. Bakter. II. Abt. *1918.* **48,** 515—520.)

Gainey, P. L., und **Metzler, L. F.,** Some factors affecting nitrate-nitrogen accumulation in soil. (Journ. Agric. Res. Washington. *1917.* **11,** 43—64.)

Gaßner, G., Beiträge zur physiologischen Charakteristik sommer- und winterannueller Gewächse, insbesondere der Getreidepflanzen. (Zeitschr. f. Bot. *1918.* **10,** 417—480.)

Hoagland, D. R., The freezing-point method as an index of variations in the soil solution due to season and crop growth. (Journ. agr. res. *1918.* **12,** 369 bis 395.)

Höfler, K., Eine plasmolytisch-volumetrische Methode zur Bestimmung des osmotischen Wertes von Pflanzenzellen. (K. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. *1918.* **95,** 72 S.)

Jacoby, M., Über Fermentbildung. VI. (Bioch. Zeitschr. *1918.* **86,** 329—336.)

Klemm, O., Fluoreszenzerscheinungen im Pflanzenreich. Jena. *1917.* 51 S.

Koch, A., s. unter Bakterien.

Kühn, C., Die Ruheperiode der Holzgewächse. (Naturw. Wschr. N. F. *1918.* **17,** 6—7.)

Kuijper, J., Voortgezette metingen omtrent den lengtegroei van het suikerriet. (Arch. Suikerind. Ned.-Indië. *1918.* 163—216.)

Kylin, H., Zur Kenntnis der wasserlöslichen Kohlenhydrate der Laubblätter. (Zeitschr. physiol. Chem. *1918.* **101,** 77—88.)

—, s. unter Algen.

Lakon, G., Über Keimpotenz und labile Keimtendenz bei Pflanzensamen, insbesondere bei Getreidefrüchten. (Festschr. 100jähr. Best. kgl. württemb. landw. Hochschule Hohenheim. *1918.* 70—83.)

Laroquette, M. de, Expériences sur l'action bactéricide de la lumière solaire (lumière blanche totale et lumières partielles ou de couleurs). (Ann. Inst. Pasteur. *1918.* **32,** 170—192.)

Levy, D. J., Some experiments on the germination of moss spores on agar. (Bryologist. *1917.* **20,** 62—63.)

Lindet, L., De l'influence que la fonction végétale de la levure exerce sur le rendement en alcool; nouvelle interprétation du pouvoir-ferment. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1918.* **166,** 910—913.)

Linsbauer, K., Über die Physiologie der Spaltöffnungen. (Die Naturw. *1918.* **6,** 85—89, 97—101.)

Linter, E., Calciumcyanamid und Dicyandiamid als Vegetationsfaktoren. Königsberg. *1917.* 64 S.

Loeb, J., The law controlling the quantity and rate of regeneration. (Proc. nation. Ac. Sc. *1918.* **4,** 117—121.)

—, The chemical mechanism of regeneration. (Ann. Inst. Pasteur. *1918.* **32,** 1—16.)

—, Chemical basis of correlation. I. Production of equal masses of shoots by equal masses of sister leaves in Bryophyllum calycinum. (Bot. Gaz. *1918.* **65,** 150 bis 174.)

Loew, O., Über die Bedeutung des Kalks für die Ernährung der Pflanzen, Tiere und Menschen. (Natw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch. *1918.* **16,** 309—336.)

—, Ninhydrin als mikrochemisches Reagens auf Aminosäuren. (Flora. N. F. *1918.* **10,** 262—264.)

Ludwig, C. A., The influence of illuminating gas and its constituent on certain Bacteria and Fungi. (Amer. Journ. Bot. *1918.* **5,** 1—31.)

Massart, J., Sur la polarité des organes végétaux. (Bull. biol. [précéd. sc.] France et Belgique.) *1918.* **51,** 475—483.)

Maquenne, L., et **Demoussy, E.,** Influence des acides sur la germination. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1918.* **166,** 547—552.)

—, —, Influence des sels métalliques sur la germination en présence de calcium. (Ebenda. 89—92.)

McNair, J. B., Fats from Rhus laurina and Rhus diversiloba. (Bot. Gaz. *1917.* **64,** 330—336.)

Molisch, H., Über die Vergilbung der Blätter. (Sitzgsber. k. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. I. *1918.* **127,** 32 S.)

Moore, B., The formation of nitrites from nitrates in aqueous solution by the action of sunlight and the assimilation of the nitrites by green leaves in sunlight. (Proc. R. Soc. London. B. *1918.* **90,** 158—167.)

Neger, F., Keimungshemmende und keimungsfördernde Stoffwechselprodukte. (Natw. Wchschr. N. F. *1918*. **17**, 141—142.)

Nicolas, G., Remarques physiologiques sur le balancement organique chez les végétaux. (Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord. *1918*. **9**, 62—65.)

Osterhout, W. J. V., and **Haas, A. R. C.**, Dynamical aspects of photosynthesis. (Proc. Nation. Ac. Sc. U. S. A. *1918*. **4**, 85—91.)

Parr, R., The response of Pilobolus to light. (Ann. of Bot. *1918*. **32**, 177—205.)

Pütter, A., Studien zur Theorie der Reizvorgänge. I—IV. (Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. *1918*. **171**, 201—261.)

Rice, T. B., A study of the relations between plant growth and combined nitrogen in Winona Lake. (Proc. Indiana Ac. Sc. *1917*. 333—362.)

Rössle, Über das Altern. (Natw. Wchschr. *1917*. **16**, 241—247.)

Saito, K., s. unter Pilze.

Sasaki, T., and **Otsuka, I.**, The stereochemistry of the bacterial decomposition of albumin. (Journ. Biol. Chem. *1917*. **32**, 533—538.)

Schanz, F., Biochemische Wirkungen des Lichtes. (Arch. f. d. ges. Physiol. *1918*. **170**, 646—676.)

—, Wirkungen des Lichtes auf die Pflanzen. (Biolog. Centralbl. *1918*. **38**, 283 bis 296.)

Schwarz, F., Der Fettgehalt des Herbstlaubes. (Zeitschr. Forst- u. Jagdw. *1918*. **50**, 1—32.)

Sharples, A., s. unter Angiospermen.

Shedd, O. M., Effect of sulphur on different crops and soils. (Journ. Agric. Res. *1917*. **11**, 91—103.)

Stanford, E. E., and **Viehoever, A.**, Chemistry and histology of the glands of the cotton plant, with notes on the occurrence of similar glands in related plants. (Ebenda. *1918*. **13**, 419—435.)

Stead, A., Plant toxins, a cause of infertility in soils: a South African observation. (S. Afric. Journ. Sc. *1918*. **14**, 439—442.)

Stewart, G. R., Effect of season and crop growth in modifying the soil extract. (Journ. Agr. Res. *1918*. **12**, 311—368.)

Stoklasa, J., Über die Verbreitung des Aluminium-Ions in der Pflanzenwelt. (Biochem. Zeitschr. *1918*. **88**, 292—322.)

Szolnoki, J., Eine Methode zur Bestimmung der hydrostatischen Druckänderungen bei Kräutern. (Bot. Közl. *1917*. **16**, 99—107.)

Tereg, E., Kann Hexamethylentetramin als Stickstoffquelle für pflanzliche Organismen verwendet werden? (Flora. N. F. *1918*. **10**, 270—274.)

Tobler, G., Gewinnung von Azeton durch Gärung. (Die Naturw. *1917*. **5**, 143 bis 144.)

True, K. H., Notes on osmotic experiments with marine algae. (Bot. Gaz. *1918*. **65**, 71—82.)

Tschirch, A., Die Lokalisation der chemischen Arbeit in der Pflanze. (Forts.) (Schweiz. Apoth.-Ztg. *1918*. **56**, 173—177, 185—189.)

Valeur, A., Sur la présence d'un alcaloïde fixe dans le genêt à balai (Sarothamnus scoparius). (C. R. Ac. Sc. Paris. *1918*. **167**, 26—28.)

Vogl, A., Untersuchungen über das Vorkommen von Allantoin im Rhizom von Symphytum officinale und anderer Borraginaceen. (Pharm. Post. Wien. *1918*. **51**, 181—184.)

Weber, F., Die Permeabilität der Pflanzenzellen. (Naturw. Wchschr. N. F. *1918*. **17**, 89—95.)

Günther, H., Elektrokultur. Eine Umschau über die Förderung des Pflanzenwachstum durch Elektrizität. (Kosmos. *1917*. **14**, 113—118.)

Weewers, T., Die physiologische Bedeutung des Kaliums in der Pflanze. (Bioch. Zeitschr. *1918*. **89**, 281—282.)

White, J. W., Soil acidity as influenced by green manures. (Journ. Agr. Res. *1918*. **13**, 171—197.)

Withers, W. A., and **Carruth, F. E.,** Gossypol, the toxic substance in cottonseed. (Ebenda. **12,** 83—101.)

Wolff, J., et **Geslin, B.,** Étude des produits de dégradation diastasique de l'inuline dans la racine de chicorée. (Ann. Inst. Pasteur. *1918.* **32,** 71—96.)

Wrede, F., Das Glykosid und die Säuren der Achillea millefolium L. Jena. *1917.* 15 S.

Zellner, J., Chemische Untersuchungen über Pflanzengallen. II. Mitt. (Zeitschr. physiol. Chem. *1918.* **101,** 255—261.)

Fortpflanzung und Vererbung.

Baur, E., Mutationen von Antirrhinum majus. (Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungsl. *1918.* **19,** 177—193.)

Beyer, R., Über zwei hybride Primulaceen. (Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg. *1917.* **58,** 123—124.)

—, Über einige neue Bastarde und Abarten in der Gattung Campanula aus den Kottischen Alpen. (Ebenda. 108—119.)

Daniel, L., et **Miège, E.,** Essais de sélection de deux avoines cultivées. (Ann. sc. nat. 9. sér. bot. *1917.* **20,** 289—308.)

East, E. M., and **Park, J. B.,** Studies on self-sterility. I. The behavior of self-sterile plants. (Genetics. *1917.* **2,** 505—609.)

Ernst, A., Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Gust. Fischer, Jena. *1918.* 665 S.

Geerts, J. M., Samenvattende bewerking van de resultaten der proefvelden bij de rietcultuur op Java. 8e Bijdrage. Voorloopige conclusies over de voornaamste rietvariëteiten, verkregen door centrale verwerking van de tot 1 Januari 1917 binnengekomen variëteiten-proeven. (Arch. Suikerind. Ned. Indië. *1918.* 55 bis 132.)

Kearny, T. H., s. unter Angewandte Botanik.

Kießling, L., Einige besondere Fälle von chlorophylldefekten Gersten. (Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre. *1918.* **19,** 160—176.)

—, Über eine Mutation in einer reinen Linie von Hordeum distichum L. II. Mitt. Bastardierungsversuche. (Ebenda. 149—159.)

Koch, L., s. unter Angewandte Botanik.

Lehmann, E., Über neuere Önotherenarbeiten (Sammelreferat). (Zeitschr. f. Bot. *1918.* **10,** 517—552.)

—, Über reziproke Bastarde zwischen Epilobium roseum und parviflorum. (Ebenda. 497—512.)

Love, H. H., and **Craig, W. T.,** Small grain investigations. (Journ. of Heredity. *1918.* **9,** 67—76.)

Mattfeld, J., s. unter Angiospermen.

Mayer Gmelin, H., Mededeelingen omtrent enkele kruisings- en veredelingsproefnemingen. (Cultura. *1918.* **30,** 1—19.)

Pammel, L. H., and **Kenoyer, L. A.,** Some notes on pollination of red clover. (Proc. Iowa Ac. Sc. *1917.* **24,** 357—366.)

Parnell, F. R., Rangaswami Ayyangar, G. N. and **Ramiah, K.** The inheritance of characters in rice. I. (Mem. Dep. Agr. India. Bot. *1917.* **9,** 75 bis 105.)

Pascher, A., s. unter Algen.

Péterfi, M., A Pulmonaria rubra Schott et Ky bastardusairól. (Über Bastarde der Pulmonaria rubra Schott et Ky.) (Bot. Múz. **2,** 35—49.)

Pitsch, O., Erfelijkheid en cultuur. (Med. R. H. L.-, T- en B.-School Wageningen. *1918.* **13,** 105—204.)

Popenoe, P., Meanings of genetics terms. (Journ. of Heredity. *1918.* **9,** 91—94.)

Schouten, S. L., s. unter Pilze.

Schröter, C., Euphorbia virgata >< Cyparissias. (Ber. Zürcher bot. Ges. *1917*. **13,** 81—90.)
Sirks, M. J., De erfelijkheidsbeschouwingen van Carl von Nägeli (1817—1891). (De Tijdspiegel. *1918*. 19 S.)
—, s. unter Angewandte Botanik.
Terao, H., Maternal inheritance in the soy bean. (Amer. Nat. *1918*. **52,** 51 bis 56.)
Tupper, W. W. and **Bartlett, H. H.,** The relation of mutational characters to cell size. (Genetics. *1918*. **3,** 93—106.)
Valleau, W. D., Sterility in the strawberry. (Journ. Agr. Res. *1918*. **12,** 613—669.)
Vries, H. de, Croisements et mutations. (Scientia. *1917*. **20,** 1—12.)
White, O. E, Studies of inheritance in Pisum. II. The present knowledge of heredity and variation in peas. (Proc. amer. phil. soc. *1917*. **56,** 487—588.)

Ökologie.

Brown, W., Studies in the physiology of parasitism. IV. (Journ. Agr. Res. Washington. *1917*. **10,** 489—498.)
Diels, L., Das Verhältnis von Rhythmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischen Sommerwaldes. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918*. **36,** 337—352.)
Furrer, E., s. unter Pflanzengeographie-Floristik.
Hattori, H., Mikrobiologische Untersuchungen über einige japanische Wasserleitungen. (Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo. *1917*. **40,** 1—76.)
Kendall, J. N., Abscission of flowers and fruits in the Solanaceae, with special reference to Nicotiana. (Univ. California Publ. Bot. *1918*. **5,** 347—428.)
Magrou, J., L'immunité dans la symbiose. (Ann. Inst. Pasteur. *1918*. **32,** 37—47.)
Meyer, A., Die biologische Bedeutung der Nukleolen. (Zool. Anz. *1918*. **49,** 309—314.)
Pescott, E. E., s. unter Angiospermen.
Sargent, O. H., Fragments of the flower biology of Westaustralian plants. (Ann. of Bot. *1918*. **32,** 215—231.)
Shaw, F. J. F., Orobanche as a parasite in Bihar. (Mem. Dept. Agric. India Bot. *1917*. **9,** 107—130.)
Zederbauer, E., Beiträge zur Biologie unserer Waldbäume. IV. (Centralbl. ges. Forstw. **44,** 1—7.)

Myxomyceten.

Duthie, A. V., African Myxomycetes. (Transact. Roy. Soc. S. Africa. *1917*. **6,** 297—310.)
Pascher, A., Über die Myxomyceten. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918*. **36,** 359—380.)
Skupienski, F. X., Sur la sexualité chez les champignons myxomycètes. (Compt. rend. acad. sc. Paris. *1917*. **165,** 118—121.)

Algen.

Chien, S. S., s. unter Physiologie.
Cunningham, B., Sexuality of filament of Spirogyra. (Bot. Gaz. *1917*. **63,** 486—500.)
Gardner, N. L., New Pacific Coast marine algae. (Univ. Calif. Publ. Bot. *1917*. **6,** 377—416.)
Goebel, K., Zur Organographie der Characeen. (Flora. N. F. *1918*. **10,** 344 bis 387.)
Kylin, H., Weitere Beiträge zur Biochemie der Meeresalgen. (Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chemie. *1918*. **101,** 236—248.)

Mazza, A., Saggio di algologia oceanica. (N. Notarisia. *1918.* **33,** 1—34.)
Mac Caughey, V., Algae of the Hawaiian Archipelago. (Bot. Gaz. *1918.* **55,** 42—57, 121—149.)
Oye, P. van, Inleiding tot de praktische studie der zoetwater micro-organismen. (Teysmannia. *1917.* **28,** 381—407.)
Pascher, A., Über amoeboide Gameten, Amoebozygoten und diploide Plasmodien bei einer Chlamydomonadine. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 352—359.)
Sauvageau, C., Sur les plantules d'une laminaire à prothalle parasite (Phyllaria reniformis Rostaf). (C. R. Ac. Sc. Paris. *1918.* **166,** 787—789.)
True, R. H., s. unter Physiologie.
Yendo, K., Notes on Algae new to Japan. (Bot. Mag. Tokyo. *1918.* **31,** 183 bis 307, **32,** 65—81.)

Bakterien.

Barthel, C., Die Geißeln des Bacterium radicicola (Bej.). (Zeitschr. f. Gärungsphys. *1917.* **6,** 13—17.)
Düggeli, M., Die Schwefelbakterien und ihre Tätigkeit in der Natur. (Naturwiss. Wochenschr. *1917.* 321—328.)
Franz, V., Die Stellung der Bakterien im Organismenreich. (Mikrokosmos. *1917.* **10,** 169—171.)
Koch, A., Bodenbakterien und Pflanzenernährung. (Jahrb. d. d. landwirtsch. Ges. *1918.* **33,** 67—77.)
Ludwig, C. A., s. unter Physiologie.
Magnussen, H., Ein Beitrag zur Kenntnis der schleimigen Zersetzung von Nahrungsmitteln. (Centralbl. f. Bakt. II. Abt. *1918.* **48,** 459—470.)
Meier, W., Untersuchungen über zweckmäßige Kultivierungsmethoden für die Bakterien der frischermolkenen Kuhmilch. (Ebenda. 433—459.)
Neger, F. W., Über Bakterienkrankheiten (Bakteriosen) der Pflanzen. (Aus der Natur. *1916/17.* **13,** 108—117.)
Paneth, L., Kriterien der bakteriologischen Forschung. (Die Naturwiss. *1918.* **6,** 73—79.)
Singer, G., Die Schädigung der Bakterien durch die Gärung. (Arch. f. Hyg. *1917.* **86,** 274—307.)

Pilze.

Bethel, E., Puccinia subnitens and its aecidial hosts. (Phytopathology. *1917.* **7,** 92—94.)
Boas, F., s. unter Physiologie.
Bruderlein, J., Le Rhizopus Maydis n. sp. (Bull. soc. bot. Genève. 2. Ser. *1917.* **9,** 108—112.)
Burkholder, W. H., The perfect stage of Gloeosporium venetum. (Phytopathology. *1917.* **7,** 83—91.)
Burt, E. A., Merulius in North America. (Ann. Missouri Bot. Gard. *1917.* **4,** 305—362.)
Colley, R. H., s. unter Teratologie und Pflanzenkrankheiten.
Conn, H. J., Soil flora studies. V. Actinomycetes in soil. (Techn. Bull. New York Agric. Exp. Stat. *1917.* Nr. 60. 1—25.)
Currie, J. N., s. unter Physiologie.
Cruchet, D., Etudes mycologiques. Les champignons parasites du »Brome dressé« Bromus erecutus Huds. (Bull. Soc. Vand. Sci. Nat. *1917.* **51,** Nr. 193. 583—586.)
Djenab, K., und **Neuberg, C.**, s. unter Physiologie.

Doidge, E. M., South african Perisporiales. (Trans. R. Soc. South Africa. *1917.* **5,** 713—750.)

Duysen, F., Die verschiedenen Hausschwammpilze. (Sitzgsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin. *1918.* 177—202.)

Fischer, E., Mykologische Beiträge 15—17: Weitere Versuche zur Frage der Vererbung der Empfänglichkeit von Pflanzen für parasitische Pilze. — Nochmals der Anthurus von Hengolo. — Über einige von Dr. Th. Wurth in der montanen Region von Ost-Java gesammelte parasitische Pilze. (Mitt. natf. Ges. Bern. *1918.* 72—95.)

Gäumann, E., Ein Beitrag zur Kenntnis der Capländischen Saprolegniaceen. (Bot. Notiser. *1918.* 151—159.)

—, Über die Specialisation der Peronospora auf einigen Sorophulariaceen. (Ann. Mycol. *1918.* **16,** 189—199.)

—, Zur Kenntnis der Chenopodiaceen bewohnenden Peronospora-Arten. (Mitt. Natf. Ges. Bern. *1918.* 45—66.)

Guilliermond, A., Levaduras del pulque. (Boll. Direct. Estud. biol. Mexico. *1917.* **2,** 22—28.)

Höhnel, F. von, Fungi imperfecti, Beiträge zur Kenntnis derselben. Fortsetzung. (Hedwigia. *1918.* **60,** 177—208.)

—, Über die Gattungen von Schenkiella P. Herm. und Zukaliopais P. Herm. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36,** 305—309.)

—, Dritte vorläufige Mitteilung mykologischer Ergebnisse, Nr. 201—304. (Ebenda. 309—318.)

Jaap, O., Verzeichnis der in Triglitz in der Prignitz beobachteten Fungi imperfecti. (Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg. *1917.* **58,** 6—54.)

—, Achtes Verzeichnis zu meinem Exsikkatenwerk »Fungi exsiccati«, Serien 29—32 (Nr. 701—801) nebst Beschreibungen neuer Arten und Bemerkungen. (Ebenda. **59,** 24—40.)

Keißler, K. von, s. unter Teratologie.

Knuchel, H., Der Stand der Hausschwammforschung. (Schweiz. Zeitschr. Forstwesen. *1917.* **68,** 141—149.)

Kruis, K., und **Satava, J.,** Über die Entwicklung und Keimung der Sporen und über die Sexualität der Hefe. (Böhmische Akademie Prag. *1918.*) (Orig. tschechisch.)

Kunkel, L., A method of obtaining abundants sporulation in cultures of Macrosporium solani E. et M. (Torreya. *1917.* **17,** S. 123.)

Lek, H. A. A. van der, Rhizina inflata (Schäff.) Sacc. een wirtelparasiet von Coniferen. (Tijdschr. Plantenziekten. *1917.* **23,** 1—14.)

—, Bijdrage tot de kennis van Rhizoctonia violacea. (Med. R. H. L.-, T.- en B-School Wageningen. *1917.* **12,** 49—112.)

Lendner, A., Nouvelles recherches sur le Sclerotinia Matthiolas n. sp. (Bull. Soc. Bot. Genève, 2. Ser. *1917.* **9,** 421—430.)

Lindau, G., Die höheren Pilze (Basidiomyceten). II. Aufl. Berlin. *1917.* 254 S.

—, et **Sydow, P.,** Thesaurus litteraturae mycologicae et lichenologicae. Vol. V. Pars. 3. Cap. VII. Lipsiis, Borntraeger. *1918.* 321—526.

Long, W. H., and **Harsh, R. M.,** Pure cultures of wood rotting fungi on artificial media. (Journ. Agr. Res. *1918.* **12,** 33—82.)

Lüdi, W., Untersuchung mit Aecidium Aconiti Napelli (D. C.) Winter. (Mitt. natf. Ges. Bern. *1917/18.* S. 37.)

Ludwig, C. A., s. unter Physiologie.

—, **R. E.,** Etude de quelques levures alpines. (Bull. soc. bot. Genève. 2. Ser. *1917.* **9,** 431—461.)

Maire, R., Champignons Nord-Africains nouveaux ou peu connus. (Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord. *1917.* **8,** 134—200.)

Mayor, E., Mélanges mycologiques. (Bull. Soc. Neuchât. Sci. Nat. *1918.* **42,** 62—113.)

Mayor, E., Notes mycologiques. (Ebenda. 62—113.)
Moreau, M. et **Mme F.**, L'écidiospore de l'Endophyllum Euphorbiae-silvaticae. (D. C.) Winter est elle le siège d'une caryogamie? (Bull. Soc. Mycol. France. *1917.* **33,** 97—99.)
—, **F.**, Nouvelles observations sur les Mucorinées. (Ebenda. 34—49.)
Murphy, P. A., The morphology and cytology of the sexual organs of Phytophthora erythroseptica Pethyb. (Ann. of Bot. *1918.* **32,** 115—153.)
Murrill, W. A., The taxonomy of the Agaricaceae. (Amer. Journ. Bot. *1917.* **4,** 315—326.)
Neger, F. W., Die wahre Natur der Rußtaupilze. (Die Naturw. *1918.* **6,** 30—32.)
Pammel, L. H., Recent literature on fungous diseases. (Trans. Jowa State Hort. Soc. *1917.* **51,** 248—288.)
Parr, R., s. unter Physiologie.
Patouillard, N., Quelques champignons du Tonkin. (Bull. soc. mycol. France. *1917.* **33,** 50—63.)
Pieper, E. J., u. a., Synthetic culture media for wood-distroying fungi. (Phytopathology. *1917.* **14,** 143—148.)
Poeteren, N. van, s. unter Teratologie.
Petch, T., Additions to Ceylon Fungi. (Ann. R. Bot. Gard. Peradeniya. *1917.* **6,** 195—256.)
Saito, K., Die Parthenosporenbildung bei Zygosaccharomyces und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. (Bot. Mag. Tokyo. *1918.* **32,** 26—27.)
—, Über die chemischen Bedingungen der Askenbildung bei Zygosaccharomyces major Takahashi et Yukawa. (Ebenda. 1—13, 15—25.)
Satava, J., Sexuelle Hefeformen. (Österr. Brauer- u. Hopfenztg. *1918.* **36.** [Orig. tschechisch.])
—, Über reduzierte Hefeformen. Mit einer Vorrede von Prof. B. Nemec. (Selbstverlag. Prag. *1918.* [Orig. tschechisch.])
Schouten, S. L., Seniele aftakeling van gistcellen. (Handel. nederl. nat. en geneesk. Congr. 's Gravenhage. *1918.* **16,** 264—270.)
—, Variabiliteit bij schimmels. (Ebenda. 270—272.)
Silvén, N., Om tallens knäckesjuka (Melampsora pinitorqua [Braun] Rostr.). (Meddel. från Stat. Skogsförsöksanstalt. *1917.* 1077—1140.)
Stäger, R., Beitrag zur Verbreitungsbiologie der Clavicepssklerotien. (Verh. schweiz. natf. Ges. *1918.* **99,** 2. 236—237.)
Standley, P. C., Rusts and smuts collected in New Mexico in 1916. (Mycologia. *1918.* **10,** 34—42.)
Staritz, R., Dritter Beitrag zur Pilzkunde des Herzogtums Anhalt. (Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg. *1918.* **59,** 62—111.)
Stevens, F. L., Porto Rican Fungi, old and new. (Trans. Illinois. Ac. Sc. *1918.* **10,** 162—218.)
Strasser, P. P., Siebenter Nachtrag zur Pilzflora des Sonntagberges (N.-Ö.). (Verh. zool.-bot. Ges. Wien. *1918.* **68,** 97—123.)
Stomps, T. J., Een merkwaardige vondst op mykologisch gebied in Nederland. (De Natuur. *1918.* 1—4.)
Sydow, H., und **P.**, Beitrag zur Kenntnis der Pilzflora der Philippinen. (Ann. Mycol. *1918.* **15,** 165—268.)
Theissen, F., Mykologische Mitteilungen. (Ebenda. **16,** 175—188.)
—, und **Sydow, H.**, Vorentwürfe zu den Pseudosphaeriales. (Ebenda. 1—34.)
Thom, C., and **Church, M. B.**, Aspergillus fumigatus, A. nidulans, A. terreus n. sp. and their allies. (Amer. Journ. Bot *1918.* **5,** 84—104.)
Trelease, W., Two leaf-fungi of Cyclamen. (Trans. Illinois Ac. Sc. *1917.* **9,** 143—146.)
Trotter, A., Biologische Untersuchungen über Roestelia cancellata, einen auf dem Birnbaum vorkommenden Rostpilz. (Internat. agrartechn. Rundschau. *1917.* **8,** 89—91.)

Vincens, F., Une nouvelle espèce de Melanospora, M. Mangini. (Bull. soc. mycol. France. *1918.* **33**, 67—69.)
Wakefield, E. M., Nigerian fungi III. (Kew. Bull. *1917.* 105—111.)
—, Fungi exotici. XXIII. (Ebenda. 308—314.)
Wartenweiler, A., Zur Biologie der Gattung Plasmopara. (Verh. schweiz. natf. Ges. *1918.* **99**, 2. 223—224.)
Weese, J., Studien über Nectriaceen. III. Mitt. (Zeitschr. f. Gärungsphys. *1917.* **6**, 28—46.)
Weir, J. R., Sparassis radicata, an undescribed fungus on the roots of conifers. (Phytopathologiy. *1917.* **7**, 166—177.)
—, Notes on the altitudinal range of forest Fungi. (Mycologia. *1918.* **10**, 4—14.)
—, and **Hubert, J. J.**, Notes on the overwintering of forest tree rusts. (Ebenda. *1918.* **8**, 55—59.)

Flechten.

Anders, J., Die Strauch- und Blattflechten Nordböhmens. (Mitt. nordböhm. Ver. Heimatforsch. u. Wanderpflege, Leipa. *1917.* **30**, 14 S.)
Herre, A. C., Preliminary notes on the lichens of Whatcom County, Washington. (Bryologist. *1917.* **20**, 76—84.)
Letellier, A., Etude de quelques gonidies de lichens. (Bull. Soc. Bot. Genève. 2. Ser. *1917.* **9**, 273—412.)
Moreau, M. et **Mme F.**, Etude cytologique du développement de l'apothécie des Peltigéracées. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1918.* **156**, 178—179.)
Riddle, L. W., The genus Parmeliopsis of Nylander. (Bryologist. *1917.* **20**, 69—76.)
Sántha, L., Untersuchung der Flechten im polarisierten Licht. (Mikrokosmos. *1917/18.* **11**, 122—125.)
Watson, W., New rare or critical Lichens. (Journ. of Bot. *1917.* **55**, 204—210 310—316.)

Moose.

Brockhausen, H., Die Laubmoosflora des Schneegrundes im Süntel. (Jahrb. westfäl. Prov.-Ver. Wiss. u. Kunst. *1917.* **45**, 34—36.)
Brotherus, V. F., Contributions à la flore bryologique de l'Argentine. (Ark. f. Bot. *1917.* **15**, 1—15.)
Fleischer, M., u. **Loeske, L.**, Iconographia bryologica universalis. Abbildungen von Moosen aus allen Weltteilen unter Mitwirkung hervorragender Bryologen nach Originalzeichnungen, sowie aus bryologischen Werken. Ser. I. Berlin-Schöneberg. *1918.*
Feld, J., Buxbaumia indusiata Brid., ein für das westfälische Gebiet neues Moos. (Jahrber. westfäl. Prov.-Ver. Wiss. u. Kunst. *1917.* **45**, 36—38.)
Fragoso, R. G., Musci Barcinonensis scientiarum naturalium opera. Series botanica II. Introducción al estudio de la flórula de micromicetos de Cataluña. (Publ. Junta Cienc. nat. Barcelona. *1917.* 187 S.)
Frye T. C., Illustrated Key to the western Ditrichaceae. (Bryologist. *1917.* **20**, 49—60.)
—, The Racomitrimus of Western North America. (Ebenda. 91—98.)
Györffy, J., Über die »Apophyse« der Moose. (Mag. Bot. Lapk. *1917.* **16**, 131—135.)
Jones, D. A., Muscineae of Achill Island. (Journ. of Bot. *1917.* **55**, 240—246.)
—, New varieties of British Mosses. (Ebenda. 265—268.)
Lesage, P., Contributions à l'étude de la germination des spores de mousses. (C. R. Ac. Sc. Paris. **156**, 744—747.)
Levy, D. J., s. unter Physiologie.

Portier de la Varde, R., Contribution à la flora bryologique de l'Annam. (Rev. gén. bot. *1917.* **29**, 229—304.)
Rohret, M. B., The morphology of the thallus and cupules of Blasia pusilla. (Proc. Iowa. Ac. Sc. *1917.* **24**, 429—454.)
Sherrin, W. R., The lamellae of Polytrichum. (Journ. of Bot. *1918.* **56**, 105 bis 107.)
Sim, T. R., Geographical distribution of the South African Bryophyta. (S. afric. Journ. Sc. *1918.* **14**, 385—404.)
Wiemeyer, B., Das Vorkommen von Cinclidotus aquaticus in Westfalen. (Jahrber. westfäl. Prov.-Ver. Wiss. u. Kunst. *1917.* **45**, 38—41.)

Farnpflanzen.

Bicknell, E. P., The ferns and flowering plants of Nantucket. XVIII. (Bull. Torrey Bot. Club. *1917.* **44**, 369—387.)
Butters, F. K., Botrychium virginianum and its american varieties. (Contr. Gray Herb. Harward Univ. N. S. *1917.* **51**, 207—216.)
Christensen, C., Index Filicum. Supplément préliminaire pour les années 1913—16. Copenhague. *1917.* 60 S.
Kashyap, S. R., Notes on Equisetum debile Roxb. (Ann. of Bot. *1917.* **31**, 439—445.)
Kubart, K., Ein Beitrag zur Kenntnis von Anachoropteris pulchra Corda (eine Primofilicineenstudie). (Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. *1917.* **93**, 34 S.)
Maxon, W. R., Notes on western species of Pellaea. (Proc. Biol. Soc. Washington. *1917.* **30**, 179—184.)
Osterhout, E. G., A new Mertensia. (Torreya. *1917.* **17**, 175—176.)
Parish, S. B., s. unter Pflanzengeographie und Floristik.
Rosendahl, H. V., List of the Pteridophyta of Greenland with their localities. (Meddel om Grönland. *1918.* **56**, 209—220.)
—, Tre frór Norra Europa nya Asplenier. (Bot. Notiser. *1918.* 161—168.)
Schaffner, J. H., The expression of sexual dimorphism in heterosporus sporophytes. (Ohio Journ. Sc. *1918.* **18**, 101—125.)
Steil, W. N., Studies of some new cases of apogamy in ferns. (Bull. Torrey Bot. Club. *1918.* **45**, 93—108.)
Stockey, A. G., Apogamy in the Cyatheaceae. (Bot. Gaz. *1918.* **65.**)

Angiospermen.

Bicknell, E. P., s. unter Farnpflanzen.
Galambos, M., s. unter Gewebe.
Jacobson-Stiasny, E., Zur Embryologie der Aristolochiaceen. (Denkschrift. K. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. *1918.*)
Kratzer, J., Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen auf Grund ihrer Samenentwicklung. (Flora. N. F. *1918.* **10**, 275—343.)
Mac Caughey, V., s. unter Pflanzengeographie und Floristik.
Mattfeld, J., Alopecurus bulbosus × geniculatus nov. hybr. (Alopecurus Plettkei mihi.) (Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg. *1917.* **58**, 120—122.)
Mayer, C. J., und **Zimmermann, W.**, Epipactis (Cephalanthera) Mayeri W. Zim. (= Epipactis [Cephalanthera] alba × rubra). (Mitt. bayer. bot. Ges. *1918.* **3**, 463—466.)
Murbeck, S., s. unter Morphologie.
Pescott, E. E., Notes on the reproduction of terrestrial Orchids. (Victorian Nat. *1918.* **34**, 160—164, 176—179.)
Pritzel, E., Basedowia, eine neue Gattung der Compositen aus Central-Australien. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918.* **36**, 332—337.)
Rendle, A. B., s. unter Gewebe.

Ruby, J., Recherches morphologiques et biologiques sur l'olivier et sur les variétés cultivées en France. (Ann. sc. nat. 9. Sér. Bot. *1917*. **20,** 1—287.)
Schnarf, K., Zur Entwicklungsgeschichte von Plantago media. (Sitzgsber. k. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. *1917*. **126,** 24 S.)
Schneider, C., Weitere Beiträge zur Kenntnis der chinesischen Gattung Berberis (Euberberis). (Österr. bot. Zeitschr. *1918*. **67,** 213—228.)
Schulz, A., Beiträge zur Kenntnis der Geschichte der Spelzweisen im Altertum. (Abh. natf. Ges. Halle a. S. N. F. *1918*. **6,** 1—43.)
Sharples, A., The laticiferous system of Hevea brasiliensis and its protective function. (Ann. of Bot. *1918*. **32,** 247—251.)
Souèges, R., Embryogénie des Liliacées. Développement de l'embryon chez l'Anthericum ramosum. (C. R. Ac. Sc. Paris. *1918*. **197,** 34—36.)
Wegelin, H., Die großblättrige Agave (Furcraea macrophylla Hooker fil.) (Mitt. thurgau. Natf. Ges. *1917*. **22,** 72—77.)
Wolk, P. C. van der, Onderzoekingen betreffende den cocospalm, verricht aan het Laboratorium der Selectie- en Zaadtuinen te Buitenzorg. (Cultura. *1918*. **30,** 20—33, 41—61.)
Wrede, F., s. unter Physiologie.

Pflanzengeographie. Floristik.

Andrasovszky, J., Zur Kenntnis der Orchideen-Flora von Ungarn. (Mag. bot. Lap. *1917*. **16,** 110—112.) (Orig. ungarisch.)
Aznavour, G. V., Etude sur l'»herbier artitistique« Tchitouny. (Ebenda. 1—37.)
Bailey, L. H., The modern systematist. (Science. *1917*. 2. **46,** 623—629.)
Blaauw, A. A., Over Flora, Bodem en Historie vom het Meertje van Rockanje. (Verh. k. Akad. Wetensk. Amsterdam. 2. Sect. Deel XIX, Nr. 3. *1917*.
Bornmüller, J., Notizen zur Flora Oberfrankens nebst einigen Bemerkungen über Bastarde und eine neue Form von Polystichum Lonchitis (L.) Roth im Alpengebiet. (Beih. bot. Centralbl. *1918*. **36,** 2. Abt., 183—199.)
Braun-Blanquet, J., Die Pflanzenwelt der Plessuralpen. Chur. *1917*. 38 S.
Brockhausen, H., Die Flora des Teutoburger Waldes von Bevergern bis Brochterbeck. (Jahrber. westfäl. Prov.-Ver. Wiss. u. Kunst. *1917*. **45.**)
Chodat, R., La végétation du Paraguay. Fasc. 2. (Bull. Soc. bot. Genève. *1917*. 158—290.)
Correvon, H., et **Robert, P.,** La flore alpine. 2. édit. Genève. *1917*. 341 S.
Domin, K., Eine Dekade neuer Adventivpflanzen aus Böhmen. (Mag. bot. Lap. *1917*. **16,** 112—115.)
Feld, J., Nachtrag zu dem Verzeichnis der bei Medebach beobachteten Phanerogamen. (Jahrber. westfäl. Prov.-Ver. Wiss. u. Kunst. *1917*. **45,** 31—33.)
—, s. unter Moose.
Furrer, E., Vom Werden und Vergehen der alpinen Rasendecke. (Jahrb. schweiz. Alpenklub. *1917*. **51,** 128—134.)
Galli-Valerio, B., Über die Flora der Weiden. (Natw. Wchschr. N. F. *1917*. **16,** 16 S.)
Hayek, A. v., Zur Kenntnis der Flora des Berges Žlep bei Ipek. (Ann. k. k. Hofmus. Wien. *1917*. **31,** 65—76.)
Herzog, T., Die von Dr. Th. Herzog auf seiner zweiten Reise durch Bolivien in den Jahren 1910 und 1911 gesammelten Pflanzen. Teil IV. Beiträge von K. Krause und E. Gilg. (Med. Rijks Herb. Leiden. *1918*. **33,** 19 S.)
Höhn, W., Beiträge zur Kenntnis der Einstrahlung des subalpinen Florenelementes auf Zürcherboden im Gebiet der Hohen Rone. (Ber. zürcher. bot. Ges. *1917*. **13,** 32—45.)
Hoffmann, C., und **Dennert, E.,** Pflanzenatlas nach dem Linnéschen System. 5. Aufl. Verl. Schweizerbart, Stuttgart. *1918*. 188 S.

Hrubry, J., Das Plateau von Komen im österreichischen Küstenland. (Österr. bot. Zeitschr. *1918.* **67,** 196—213.)

Juel, H. O., Plantae Thunbergianae. Ein Verzeichnis der von C. P. Thunberg in Südafrika, Indien und Japan gesammelten und der in seinen Schriften beschriebenen oder erwähnten Pflanzen, sowie von den Exemplaren derselben, die im Herbarium Thunbergianum in Upsala aufbewahrt sind. (Arb. utg. med. Understöd af Vilhelm Ekmans Universitetsfond. Uppsala. *1918.* 462 S.)

Koch, W., Gentiana prostrata Haenke, eine neue Schweizerpflanze. (Ber. zürcher bot. Ges. *1917.* **13,** 91—95.)

Koenen, O., Mitteilungen über die Pflanzenwelt des westfälischen Gebietes. V (1917). (Jahrber. bot. Sekt. westfäl. Prov. Ver. Wiss. u. Kunst. *1917.* **44,** 42—52.)

Koorders, S. H., und **Valeton, T.,** Atlas der Baumarten von Java. 16. Liefg. Leiden, P. W. M. Trap. *1918.*

Loesener, T., Plantae Seierianae. (Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg. *1917.* **58,** 129—157.)

Mac Caughey, V., A survey of the Hawaiian land flora. (Bot. Gaz. *1917.* **64,** 89—114.)

—, The Hawaiian Violaceae. (Torreya. *1918.* **18,** 1—11.)

—, Vegetation of Hawaiian lava flow. (Bot. Gaz. *1917.* **64,** 386—420.)

Macbride, J. F., New or otherwise interesting plants, mostly North American Liliaceae and Chenopodiaceae. (Contr. Gray Herb. Harvard Univ. N. S. *1918.* **53,** 1—22.)

Merrill, E. D., Contributions to our knowledge of the flora of Borneo. (Journ. Straits Branch R. Asiat. Soc. *1917.* 75—117.)

—, New Philippine Melastomataceae. (Philippine Journ. Sc. *1917.* **12,** 337—360.)

Nägeli, O., Über die Verbreitung von Carex ericetorum Poll in der Schweiz. (Ber. zürcher. bot. Ges. *1917.* **13,** 51—67.)

Nakai, T., Notulae ad plantas japoniae et koreae. XV. (Bot. Mag. Tokyo. **31,** 281—287.)

Nelson, A., and **Macbride, J. F.,** Western plant studies. V. (Bot. Gaz. *1918.* **65,** 58—70.)

Nordhagen, N., Planteveksten paa Frooerne og närliggende öer. Bidrag til kundshapen om naturforholdene i Norges skärgaard. (Die Vegetation auf den Fro-Inseln und benachbarten Inseln. Beitrag zur Kenntnis der Naturverhältnisse auf den Schären Norwegens.) (Kgl. norske vidensk. Selsk. Skrift. Trondhjem. *1917.* 1—151.)

Ostenfeld, C. H., og **Dahl, O.,** Die nordiske formen av kollektivarten Arenaria ciliata L. (N. Mag. Natv. *1917.* **55,** 215—225.)

Osterhout, G. E., A new Hymenopappus from Colorado. (Torreya. *1918.* **18,** 90 S.)

—, Concerning some species of Carduus in Colorado. (Ebenda. 14—16.)

Parish, S. B., An enumeration of the Pteridophytes and Spermatophytes of the San Bernardino Mountains, California. (Plant World. *1917.* **20,** 163—178, 208—223, 245—259.)

Paton, D. J., The Buffalo plateau in January. (Victorian Nat. *1918.* **34,** 151 bis 159.)

Paul, H., Einige für den Bayerischen Wald neue Pflanzen. (Mitt. bayer. bot. Ges. *1918.* **3,** 467—468.)

Pepoon, H. S., Peculiar plant distributions. (Trans. Illinois Ac. Sc. *1917.* **9,** 128—137.)

Petry, L. C., Studies on the vegetation of New York State. II. The vegetation of a glacial plunge basin and its relation to temperature. (Bull. Torrey Bot. Club. *1918.* **45,** 203—210.)

Prodan, G., Pflanzengeographie der Dobrogea. (Mag. Bot. Lapek. *1917.* **16,** 77—109.)

Pritzel, E., s. unter Angiospermen.

Rock, J. F., New species of Hawaiian plants. (Bull. Torrey Bot. Club. *1918.* **45,** 133—139.)

Rübel, E., und **Braun-Blanquet, J.,** Kritisch-systematische Notizen über einige Arten aus den Gattungen Onosma, Gnaphalium und Cerastium. (Ebenda. 599—628.)

Samuelson, G., Studien über die Vegetation bei Finse im inneren Hardanger. (N. Mag. Natv. *1917.* **55,** 1—108.)

Schulz, R., Eine floristische und geologische Betrachtung des märkischen unteren Odertales. (Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg. **58,** 76—105.)

Sim T., R., s. unter Moose.

Strecker, W., s. unter Angewandte Botanik.

Wiemeyer B., s. unter Moose.

Wildt, A., Neue Phanerogamenfunde aus Mähren. (Österr. bot. Zeitschr. *1918.* **67,** 185—186.)

Palaeophytologie.

Berry, E. W., The fossil plants from Vero Florida. (Rep. Florida Geol. Surv. *1917.* **9,** 19—33.)

Krasser, F., Studien über die fertile Region der Cycadophyten aus den Lunzerschichten: Mikrosporophylle und männliche Zapfen. (Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. *1917.* **94,** 69 S.)

—, Männliche Williamsonien aus dem Sandsteinschiefer des unteren Lias von Steierdorf in Banat. (Ebenda. **93,** 1—14.)

Kubart, B., s. unter Farnpflanzen.

Stevenson, J. J., Interrelations of the fossil fuels. III. (Proc. amer. philos. soc. *1918.* **57,** 1—48.)

Stopes, M. C., and **Wheeler, R. V.,** Monograph on the constitution of coal. (London, Dep. sc. and ind. Res. *1918.* 58 S.)

Teratologie und Pflanzenkrankheiten.

Arthur, J. C., Orange rusts of Rubus. (Bot. Gaz. *1917.* **63,** 501—515.)

Baudys, E., Ein Beitrag zur Verbreitung der Gallen in Böhmen. (Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien. *1917.* **46,** 49—136.)

Bijl, P. van der, Note on Polysaccum crassipes D. C., a common fungus in Eucalyptus plantations round Pretoria. (Trans. Roy. Soc. South Africa. *1917.* **6,** 209—214.)

—, Note on Polyporus lucidus Leyss. and its effect on the root of the willow. (South Africa Journ. Sci. *1917.* **13,** 506—515.)

Brenner, W., Abnorma kottefjäl och kottar hos den vanliga granen, Picea excelsa (Lam.) Link, i Ingå. (Medd. Soc. Fauna et Flora fennica. *1917.* **43,** 13—21.)

—, Några kottefällsformer hos den vanliga granen, Picea excelsa (Lam.) Link, i Nyland. (Ebenda. 63—75.)

Colley, R. H., Entdeckung von Sori mit Teleutosporen des Cronartium ribicola im Innern der Blattstiele von Ribes Roegli. (Journ. Agric. Res. Washington. *1917.* **8,** 329—333.)

Demandt, E., Untersuchungen über Kanker und Braunfäule am samoanischen Kakao. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. *1918.* **28,** 241—291.)

Dodge, B. O., and **Adams, J. F.,** Notes relating to the Gymnosporangia on Myrica and Comptonia. (Mycologia. *1917.* **9,** 23—29.)

Duysen, F., Holzwucherungen. (Sitzgsber. Ges. natf. Freunde Berlin. *1918.* 67—82.)

Güssow, H. T., The pathogenic action of Rhizoctonia on potato. (Phytopathology. *1917.* **7,** 209—213.)

Hall, C. J. J. van, De bruine Wortelschimmel (Hymenochaete noxia). (Teysmannia. *1917.* **28,** 289—295.)
Harms, H., Zur Kenntnis der Galle von Dasyneura galeobdolontis (Winn.) Karsch auf Lamium galeobdolon (L.) Crantz. (Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg. *1917.* **43,** 158—165.)
Hedicke, H., Beitrag zur Gallenfauna der Mark Brandenburg. 3. Die Dipterengallen. (Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. *1917.* **8,** 78—82.)
Heintze, A., Om endo-och synzoisk frösspridning genom europeiska kråkfåglar. (Bot. Notiser, *1917.* 209—240, 297—300.)
Janson, A., Zur Frage der Einwanderung von Pilzkrankheiten. (Die Gartenwelt. *1917.* **21,** 479—480.)
Keißler, K. von, Über Pilze auf Orchideen im Reichenbachschen Herbar. (Beih. bot. Centralbl. *1918.* **36,** 307—319.)
Lek, H. A. A. van der, Over de zoogenaamde »kwade harten« of »zwarte pitten« der erwten. (Tijdschr. Plantenz. *1918.* **24,** 102—115.)
—, Verwelkingsziekten bij cultuurgewassen. (Ebenda. 81—82.)
—, s. unter Pilze.
Maire, R., Maladies des végétaux ligneux de l'Afrique du Nord. 3. (Bull. Stat. Rech. N. Afrique. *1917.* **1,** 183—186.)
Mattfeld, J., Durchwachsung bei Ameria vulgaris Willd. (Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg. *1917.* **58,** 106—107.)
Mihalusz, V., A gyermekláncfü tökocsányán rendellenesen megjelenö levélke. (Abnormale Blattbildung am Blütenschafte von Taraxacum officinale, dem Löwenzahne.) (Bot. Közl. *1917.* **16,** 109—115.)
Neger, F. W., s. unter Bakterien.
Nicolas, G., Notes de tératologie végétale. Remarques sur les fascies à propos du Chrysanthemum Myconis L. (III. Note.) (Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord. *1918.* **9,** 7—14.)
Osner, G. A., Stemphylium leafspot of Cucumbers. (Journ. Agr. Res. *1918.* **13,** 295—306.)
Pammel, L. H., s. unter Pilze.
Parker, J. H., Greenhouse experiments on the rust resistance of oat varieties. (Bull. U. S. Dep. Agr. Washington, D. C. *1918.* 629. 16 S.)
Péterfi, M., Az Ornithogalum Boucheanum (Kunth) Aschers. rendellenes virágairól. (Über abnorme Blüten von Ornithogalum Boucheanum (Kunth) Aschers. (Bot. Múz. Füz. *1918.* **2,** 60—85.)
Petri, L., Über die Ursachen der Erscheinung bleifarbiger oder silberweißer Blätter an den Bäumen. (Intern. agr.-techn. Rundschau. *1917.* **8,** 759—760.)
Poeteren, N. van, Bestrijding van den eikenmeeldauw. (Tijdschr. Plantenz. *1918.* **24,** 83—101.)
Rebmann, Absterbende Schwarznußbäume. (Allg. Forst- u. Jagdz. *1917.* **93,** 217—227.)
Schoevers, T. A. C., Iets over wortelknobbels en andere kankerachtige uitwassen bij planten. (Tijdschr. Plantenz. *1918.* **24,** 123—132, 133—148.)
Straňák, F., Beiträge zur histologischen und physiologischen Erforschung der bakteriellen Krankheit der Gefäßbündel der Kartoffelknollen. (Centralbl. f. Bakter. II. Abt. *1918.* **48,** 520—543.)
Stutzer, A., Beziehungen zwischen der Reaktion des Bodens, dem Auftreten von Pflanzenkrankheiten und der Entwicklung gewisser Pflanzen. (Fühlings landw. Ztg. *1917.* 130—132.)
Toepffer, A., Pflanzengallen von Mittenwald (Oberbayern). (Mitt. bayer. bot. Ges. *1918.* **3,** 423—433.)
Wolf, F. A., Intumescences, with a note on mechanical injury as a cause of their development. (Journ. agr. res. *1918.* **13,** 253—259.)
—, **Foster, A. C.,** Tobacco wild fire. (Ebenda. **12,** 449—458.)

Angewandte Botanik.

Akermann, A., Kurze Zusammenstellung der Ergebnisse der in Mittel- und Südschweden während der letzten Jahre ausgeführten Sortenversuche mit Hafer. (Sverig. Utsäderf. Tidsk. *1917*. **27**, 261—278. **28**, 26—55.

Beitter, A., Kaffee-Ersatzstoffe. Stuttgart, Verl. Hoffmann. *1918*. 62 S.

Espriella, J. de la, Methode, Zucht- und Sortenfrage bei der Kartoffelzüchtung. (Landw. Jahrb. *1917*. **50**, 679—694.)

Fruwirth, C., Der Einfluß des Einschlußmittels auf die Samenbildung. (Zeitschr. f. Pflanzenz. *1917*. **5**, 391—395.)

Feilitzen, H. von, u. Lugner, I., Några undersökningar öfver karbidkväfves förhållande vid blandning need fuktig torfmull eller sand eller med enbart vatten. (Svenska Mosskulturför. Tidskr. *1918*. **32**, 1—41.)

—, u. **Nyström, E.**, Elektrokali och kolsyradt kali som kaligödselmedel på torf jord. (Ebenda. 156—183.)

Geerts, J. M., s. unter Fortpflanzung und Vererbung.

Guyot, H., Le Gentiana lutea L. et sa fermentation. (Trav. Inst. Bot. Genève. *1917*. 43 S.)

Harlan, H. V., The indentification of varieties of barley. (Bull. U. S. Dep. Agr. *1918*. 622. 1—32.)

Hasselbring, H., Behavior of sweet potatoes in the ground. (Journ. Agr. Res. *1918*, **12**, 9—17.)

Janka, G., Die Schwammprobe zur Prüfung der Wirksamkeit eines Holzimprägnierungsmittels auf die Widerstandsfähigkeit des Holzes gegen die Pilzzerstörung. (Centralbl. ges. Forstwesen. *1917*. **43**, 15—23.)

Kearny, T. H., A plant industry based upon mutation. (Journ. Heredity. *1918*. **9**, 51—61.)

Koch, L., Onderzoekingen betreffende de praktijkwaarde van de lijnenselectiemethode voor verschillende éénjarige landbouwgewassen. (Teysmannia. *1918*. **29**, 1—36.)

Linsbauer, L., Richtlinien des Pflanzenschutzes im Gemüsebau. (Österr. Gartenztg. *1918*. **13**. 41—48.)

Mellström, G., Trädens fruktsättning år 1917. (Der Samenertrag der Waldbäume in Schweden im Jahre 1917.) (Statens Skogsförsöksanst. Flygbl. *1917*. 6 S.)

Molisch, H., Über den Gemüseschnitt. (Österr. Gartenztg. *1918*. **13**, 30—32.)

—, Über die Gewinnung von Zucker aus Ahornbäumen. (Ebenda. 86—88.)

Pater, B., Bericht über das Arzneipflanzenversuchsfeld der landwirtschaftlichen Akademie in Kolozsvár. Heft III. *1918*. Kolozsvár.

Ramann, E., Bodenbildung und Bodeneinteilung. (System der Böden.) Berlin, J. Springer. *1918*. 118 S.

Ramsay, J. T., and Robertson, W. C., The composition of the potato plant at various stages of development. (Journ. Dep. Agr. Victoria. *1917*. **15**, 641—655.)

Richter, O., Die bisherigen Ergebnisse über den Nesselanbau. Jung-Österr. Verlag. *1917*. Heft 2.

—, Nesselanbau, Sammlung, Verwertung, Nesselernte. Wien. Ebenda. 32 S.

Schwangart, F., Über Rebenschädlinge und Nützlinge. (Centralbl. f. Bakter. II. Abt. *1918*. **48**, 543—558.)

Sirks, M. J., Uit het Instituut voor Veredeling van Landbouwgewassen. Vergelijking van gerst- en tarwerassen, van het Instituut afkomstig met andere voortreffelijke rassen van deze gewassen. Proefjaar 1915—1916. 1916—1917. (Med. Landb. Hoogeschool Wageningen. *1918*. **14**, 1—34, 210—232.)

Sprenger, A. M., De ontwikkeling van den nederlandschen tuinbouw en van de behoefte aan onderzoek der natuurlijke factoren, welke de cultuur beinvloeden (Voordracht). (Med. Landb.-H.school Wageningen. *1918*, **14**, 81—98.)

Stead, A., s. unter Physiologie.

Stewart, G. R., s. unter Physiologie.

Strecker, W., Erkennen und Bestimmen der Wiesengräser in Blüten und blütenlosem Zustande, sowie ihr Wert und ihre Samenmischungen für Wiesen und Weiden. 7. Ausg. Verlag Parey, Berlin. *1918*. 248 S.

Urban, J., Über die Farbe des Rübenkrautes früh- und spätreifender Rüben. (Ztschr. Zuckerind. Böhmen. *1918*. **42**, 281—297.)

Viehoever, A., Chernoff, L. H., and **Johns, C. O.**, Chemistry of the cotton plant, with special reference to Upland cotton. (Journ. Agr. Res. *1918*. **12**, 345—352.)

Vinall, H. N., and **Reed, H. R.**, Effect of temperature and other meteorological factors on the growth of Sorghums. (Ebenda. **13**, 133—147.)

Waller, A. E., Crop centers of the United States. (Journ. Amer. Soc. Agron. *1918*. **10**, 49—83.)

Technik.

Baumgärtel, O., Chromatische Fixierung. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918*. 318—323.)

Verschiedenes.

Christ, H., Zur Geschichte des alten Gartens. (Basler Zeitschr. Geschichte u. Altertumsk. *1917*. **17**, 52 S.)

Dettweiler, F., Richard Branngart. (Ber. d. d. bot. Ges. *1918*. **35**, [93]—[97].

Goebel, K., Marian Raciborski. (Ebenda. [97]—[108].)

Karsten, G., Otto Müller. (Ebenda. [83]—[93].)

Möbius, M., Chamisso als Botaniker. (Beih. bot. Centralbl. *1918*. **36**, 270 bis 306.)

Pabisch, H., T. F. Hanausek. (Ebenda. [108]—[119].)

Reinhardt, O., Georg Volkens. (Ebenda. [65]—[83].)

Schröter, C., Vierhundert Jahre Botanik in Zürich. (Verh. schweiz. natf. Ges. *1917*. **99**, 1—28.)

Preisaufgabe.

Die Deutsche Hortus-Gesellschaft in München setzt einen Preis von 1000 Mark aus für eine Experimentalarbeit zur chemischen Erforschung der wichtigsten Bestandteile des Hirtentäschelkrauts (Capsella bursa pastoris). Die Arbeit ist bis zum 31. XII. 1919 beim 2. Vorsitzenden der Gesellschaft, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Th. Paul, München, Karlstr. 29, einzureichen.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.

Autoren- und Sach-Register.

I. Originalaufsätze.

II. Abbildungen.

a) Tafeln.

b) Textfiguren.

III. Originalmitteilungen und Sammelreferate.

IV. Besprechungen.

V. Verzeichnis der Autoren, deren Schriften nur dem Titel nach angeführt sind.

VI. Personalnachrichten.

VII. Notizen.

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANNS

... FOR MEDICAL RESEARCH ...

10. JAHRGANG HEFT 1



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1918

Monatlich erscheint ein Heft — Preis für den Jahrgang: 32 Mk.

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.) bitten wir zu richten an
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns, Freiburg i. Br.,** Jacobistr. 23

Z XI

Inhalt des ersten Heftes.

Das Honorar für die Originalarbeiten beträgt Mk. 30.— bis zu einem Umfange von vier Druckbogen, für die in kleinerem Drucke hergestellten Besprechungen Mk. 50.— für den Druckbogen. Dissertationen werden nicht honoriert. Die Verfasser erhalten von ihren Beiträgen je 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Vom 2. Januar 1918 ab erhebe ich in gleicher Weise wie der größere Teil der wissenschaftlichen Verlagsbuchhandlungen auf meine bis zum 31. Dezember 1916 erschienenen Verlagswerke mit Ausnahme der Zeitschriften einen Kriegsteuerungszuschlag von 15 Prozent auf die Ladenpreise, wie sie in den Katalogen und meinen Verlagsanzeigen genannt sind. Der vermittelnde Verlagsbuchhändler hat das Recht, weitere 10 Prozent vom Ladenpreis aufzuschlagen.

Bau und Leben unserer Waldbäume

Von

Dr. M. Büsgen

Professor an der Königl. Preußischen Forstakademie in Hann.-Münden

Mit 129 Abbildungen im Text

Zweite umgearbeitete Auflage

(VIII, 340 S. gr. 8°) 1917

Preis: 9 Mark



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Pflanze als lebender Organismus

Von

Dr. Hans Fitting

o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn

(44 S. gr. 8°.) 1917

Preis: 1 Mark 50 Pf.

Pflanzenphysiologie

Versuche und Beobachtungen an höheren und niederen Pflanzen einschliesslich Bakteriologie und Hydrobiologie mit Planktonkunde

Von

R. Kolkwitz

Mit 12 zum Teil farbigen Tafeln und 116 Abbildungen im Text

(V, 258 S. gr. 8°.) 1914

Preis: 9 Mark, geb. 10 Mark

Flagellaten und Rhizopoden

in ihren gegenseitigen Beziehungen

Versuch einer Ableitung der Rhizopoden

von

Adolf Pascher

deutsche Universität Prag

Durchgeführt mit Unterstützung der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien (Erträgnis der Ponti-Widmung). (Sonderabdruck aus dem „Archiv für Protistenkunde“ herausgegeben von M. Hartmann und A. Pascher, 38. Band, Heft 1)

Mit 65 Abbildungen

(IV, 87 S. gr. 8°.) 1917

Preis: 4 Mark

Biologische Richtlinien der staatlichen Organisation

Naturwissenschaftliche Anregung für die politische Neuorientierung Deutschlands

Von

Max Verworn

Bonn

(30 S. gr. 8°.) 1917

Preis: 1 Mark



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Soeben erschien:

Flora

oder

Allgemeine botanische Zeitung

Früher herausgegeben
von der
Kgl. bayer. botanischen Gesellschaft in Regensburg

Neue Folge, zehnter Band

(Der ganzen Reihe 110. Band)

Erstes und zweites Heft:

Herausgeber

Dr. K. Goebel

Professor der Botanik in München

Mit 11 Tafeln und 67 Abbildungen im Text

Preis eines Bandes: 20 Mark

Inhaltsverzeichnis: **Küster, Ernst,** Die Verteilung des Anthocyans bei Coleusspielarten. Mit 27 Abbildungen im Text. **Lakon, Georg,** Über die Bedingungen der Heteroghyllie bei Petroselinum sativum Hoffm. Mit 6 Abbildungen im Text. **Schürhoff, P. N.,** Die Beziehungen des Kernkörperchens zu den Chromosomen und Spindelfasern. Mit 3 Abbildungen im Text. **Neger, F. W.,** Experimentelle Untersuchungen über Russtaupilze. Mit 31 Abbildungen im Text. **Hirmer, Max,** Beiträge zur Morphologie der polyandrischen Blüten. Mit Tafel I—XI.

Die Physik im Kriege

Eine allgemein verständliche Darstellung der Grundlagen moderner Kriegstechnik

Von

Felix Auerbach

Vierte, vermehrte und verbesserte Auflage

Mit 126 Abbildungen im Text — **Preis: 4 Mark, geb. 5 Mark 20 Pf.**

(VIII, 229 S. 8°.) 1917

Inhalt: Vorwort. — Inhaltsverzeichnis. — Einleitung. — Aufklärung und Handlung. — Das Ohr im Kriege. — Erhellung des Raumes. — Scheinwerfer. — Leuchtraketen. — Leuchtturm. — Vergrößerung. — Fernrohr. — Feldstecher. — Scherenfernrohr. — Hypoplast. — Mikroskop. — Umleitung der Lichtstrahlen. — Periskop. — Meßkunst. — Entfernungsmesser. — Richten und Zielen. — Zielfernrohre. — Tripelspiegel. — Topographie und Photographie. — Karten und Pläne. — Photographien aus der Luft. — Stereokomparator. — Röntgenstrahlen. — Augengläser. — Zeichengebung. — Akustische Signale. — Optische Signale.

... **Sendet das vortreffliche Buch ins Feld.** (Prometheus.)

... **Man liest das Buch von Anfang bis zu Ende wie eine spannende Geschichte.** (Frankfurter Zeitung.)

... **Jeder Gebildete wird mit hohem Genuß und mit Vorteil das Büchlein lesen.** (Literar. Zentralblatt.)

Hofbuchdruckerei Rudolstadt

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANNS

10. JAHRGANG HEFT 2

MIT 31 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1918

Monatlich erscheint ein Heft Preis für den Jahrgang: 32 Mk.

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.) bitten wir zu richten an
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns, Freiburg i. Br.,** Jacobistr. 23

Inhalt des zweiten Heftes.

I. Originalarbeit.

II. Besprechungen.

III. Neue Literatur.

IV. Personal-Nachricht.

Das Honorar für die Originalarbeiten beträgt Mk. 30.— bis zu einem Umfange von vier Druckbogen, für die in kleinerem Drucke hergestellten Besprechungen Mk. 50.— für den Druckbogen. Dissertationen werden nicht honoriert. Die Verfasser erhalten von ihren Beiträgen je 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert.

Vom 2. Januar 1918 ab erhebe ich in gleicher Weise wie der größere Teil der wissenschaftlichen Verlagsbuchhandlungen auf meine bis zum 31. Dezember 1916 erschienenen Verlagswerke mit Ausnahme der Zeitschriften einen Kriegsteuerungszuschlag von 15 Prozent auf die Ladenpreise, wie sie in den Katalogen und meinen Verlagsanzeigen genannt sind. Der vermittelnde Sortimentsbuchhändler hat das Recht, weitere 10 Prozent vom Ladenpreis aufzuschlagen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Gattung Cyclamen L., eine systematische und biologische Monographie. Von Dr. **Friedrich Hildebrand,** Prof. der Botanik zu Freiburg i. Br. Mit 6 lithographischen Tafeln. 1898. Preis: 8 Mark.

Vorträge über botanische Stammesgeschichte, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik. Von **J. P. Lotsy.**

Erster Band: **Algen und Pilze.** Mit 430 Abbildungen im Text. (IV, 828 S. gr. 8°). 1907. Preis: 20 Mark.

Zweiter Band: **Chormophyta zoidogamia.** Mit 553 Abbildungen im Text. (II, 902 S. gr. 8°). 1909. Preis: 24 Mark.

Dritter Band: **Chormophyta siphonogamia.** Erster Teil. Mit 661 Abbildungen im Text. (II, 1055 S. gr. 8°). 1911. Preis: 30 Mark.



Die Agaven. Beiträge zu einer Monographie. Von **Alwin Berger.** Mit 79 Abbildungen im Text und 2 Verbreitungskarten. (VIII, 288 S. gr. 8⁰.) 1915.
Preis: 9 Mark.

Eine neue Bearbeitung dieser interessanten Pflanzen, über die seit Jacobis und Bakus Monographien in den 60er und 80er Jahren nichts Zusammenhängendes mehr erschien, wird für alle Systematiker, botanische und andere öffentliche Gärten, Pflanzenfreunde usw. willkommen sein.

Die Arbeit fußt auf langjährigem Studium der lebenden Pflanzen namentlich der reichen Sammlung des Gartens zu La Mortola, dessen langjähriger Direktor der Verfasser gewesen ist, sowie der wichtigsten Herbarien und Jacobis Nachlaß und bringt viele neue Gesichtspunkte. Ein Schlußkapitel behandelt ausführlich die Kultur der Agaven als dekorative Gartenpflanzen.

Die Farnkräuter der Erde. Beschreibende Darstellung der Geschlechter und wichtigeren Arten der Farnpflanzen. Mit besonderer Berücksichtigung der Exotischen. Von **H. Christ,** Basel. Mit 291 Abbildungen. 1897.
Preis: 12 Mark.

Englers botanische Jahrbücher, 1898, Bd. 26, Heft 1:

Wer sich in die Kenntnis der Farne einarbeiten und kleinere Sammlungen danach ordnen will, wird das Buch mit großem Vorteil gebrauchen. Namentlich ist es zur Einführung für Gärtner besonders geeignet.

Die Geographie der Farne. Von **H. Christ,** Basel. Mit einem Titelbild. 129 Abbildungen (meist nach Originalphotographien) im Text und 3 Karten. 1910.
Preis: 12 Mark.

I. Teil: Die Farne unter den Einflüssen von Boden und Klima. Die Farne als mesotherme Hygrophyten und als Xerophyten.

II. Teil: Die Farnfloren. 1. Grundlagen der Floristik. 2. Die Florengebiete. 3. Florengeschichtlicher Überblick. — Einige Literaturnachweise. — Erläuterungen zu den Karten.

Geographische Zeitschrift, 17. Jahrg., 1911, 4. Heft:

Wie kaum ein zweiter war der Verf. berufen, die geographische Verbreitung der Farne in zusammenhängender Darstellung zu geben. Ein Studium von mehr als 30 Jahren verschaffte ihm die erforderliche Spezialkenntnis und eine erstaunliche Vertrautheit mit den Lokalfloren aller Länder. So tritt das neue Werk des Verfassers in vollendeter Form uns entgegen, gediegen im Inhalt, glänzend in der Darstellung, reich ausgestattet mit Bildern, die volles Lob verdienen.

Die Keimpflanzen der Gesneriaceen mit besonderer Berücksichtigung von Streptocarpus, nebst vergleichenden Studien über die Morphologie dieser Familie. Von Dr. **Karl Fritsch,** o. ö. Prof. der Botanik an der K. K. Universität in Graz. Mit 38 Abbildungen im Text. 1904.
Preis: 4 Mark 50 Pf.

Österreichische botanische Zeitschrift:

Außerordentlich gründliche Studie über die bekanntlich sehr bemerkenswerten morphologischen Verhältnisse der vegetativen Region der Gesneriaceen, die um so wertvoller ist, als Verfasser sich von den behandelten Pflanzen lebendes Material zu beschaffen wußte.

Die Farngattung Niphobolus. Eine Monographie. Von Dr. **K. Giesenhagen,** Prof. der Botanik in München. Mit 20 Abbildungen. 1901.
Preis: 5 Mark 50 Pf.

Monographie der Gattung Epilobium. Von Prof. **C. Haussknecht,** Weimar. Mit Verbreitungstabelle und 23 Steindrucktafeln. (X, 318 S. gr. Fol.) 1884.
Preis: 45 Mark



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Zur Abwehr des ethischen, des sozialen, des politischen Darwinismus. Von **Oscar Hertwig**, Direktor des anatomisch-biologischen Instituts der Univ. Berlin. (IV, 119. S. gr. 8°.) 1918. Preis: 4 Mark.

Inhalt: Einleitung. — 1. Teil: **Der biologische Darwinismus.** 2. Teil: **Der ethische Darwinismus.** 3. Teil: **Der soziale Darwinismus.** I. Wege und Ziele der negativen Auslese. II. Wege und Ziele der positiven Auslese. 4. Teil: **Zur Kritik und Abwehr des sozialen Darwinismus.** 5. Teil: **Der politische Darwinismus.** — Das Gebot der Stunde, ein Nachwort.

Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Von Dr. **Ludwig Jost**, Prof. a. d. Universität Straßburg. **Dritte Auflage.** Mit 194 Abbildungen im Text. (XVI, 760 S. gr. 8°.) 1913. Preis: 16 Mark, geb. 19 Mark.

Inhalt: I. Teil: **Stoffwechsel.** 1. Stoffliche Zusammensetzung der Pflanze. 2. Stoffaufnahme im allgemeinen. 3. Stoffaufnahme im einzelnen. Verwendung der aufgenommenen Stoffe. (Das Wasser. Die Aschensubstanzen. Kohlen- und Stickstoff. Energiewechsel.) — II. Teil: **Formwechsel.** 1. Wachstum und Gestaltung unter konstanten äußeren Bedingungen. 2. Einfluß der Außenwelt auf Wachstum und Gestaltung. 3. Innere Ursachen des Wachstums und der Gestaltung. 4. Die Entwicklung der Pflanze unter dem Einfluß von inneren und äußeren Ursachen. (Entwicklung der Vegetationsorgane. Entwicklung der Fortpflanzungsorgane. Bastardierung und Vererbung. Variabilität und Vererbung.) — III. Teil: **Ortwechsel.** 1. Hygroskopische Bewegungen. 2. Variations- und Mutationsbewegungen. (Schleuderbewegungen. Paratonische Bewegungen. Autonome Bewegungen.) 3. Lokomotorische Bewegungen. (Autonome lokomotorische Bewegungen. Lokomotorische Richtungsbewegungen [Taxien].) — Register.

Mexikanische Cacteen-, Agaven- und Bromeliaceen-Vegetation. Von Prof. Dr. **G. Karsten**, Halle, und Prof. Dr. **Ernst Stahl**, Jena. 6 Lichtdrucktafeln mit 5 Blatt Tafelerklärungen. (Vegetationsbilder, herausgegeben von Prof. Dr. G. Karsten, Halle, und Prof. Dr. H. Schenck, Darmstadt. Reihe I, Heft 8.) 1903. Preis: 4 Mark.

Exkursionsflora von Java, **umfassend die Blütenpflanzen, mit besonderer Berücksichtigung der im Hochgebirge wildwachsenden Arten.** Im Auftrage des Holländischen Kolonialministeriums bearbeitet von Dr. **S. H. Koorders.**

Erster Band: **Monokotyledonen.** Mit einer chromolithographischen Tafel, 6 Lichtdrucktafeln und 30 Abbildungen im Text. (XXV und 413 S. gr. 8°.) 1911. Preis: 24 Mark.

Zweiter Band: **Dikotyledonen (Archichlamydeae).** Mit 7 Lichtdrucktafeln und 90 Abbildungen im Text. (VI und 742 S. gr. 8°.) 1912. Preis: 36 Mark.

Dritter Band: **Dikotyletonen (Metachlamydeae).** Mit 6 Lichtdrucktafeln, 4 Karten und 19 Abbildungen im Text. (IX und 498 S. gr. 8°.) 1912. Preis: 28 Mark.

Vierter Band: **Atlas.** I. Abt.: Familie 1—19. 1913. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Pathologische Pflanzenanatomie. In ihren Grundzügen dargestellt von Dr. **Ernst Küster,** Prof. der Botanik an der Universität zu Bonn a. Rh. Mit 209 Abbildungen im Text. **Zweite,** völlig umgearbeitete Auflage. 1916. Preis: 14 Mark, geb. 15 Mark 20 Pf.

Inhalt: Einleitung. — **Spezieller Teil:** 1. Panaschierung. — 2. Etiolement und verwandte Erscheinungen. — 3. Hyperhydrische Gewebe. — 4. Wundgewebe und Regeneration. — 5. Gallen. — **Allgemeiner Teil:** 1. Histogenese der pathologischen Gewebe. — 2. Entwicklungsmechanik der pathologischen Gewebe. — 3. Ökologie der pathologischen Gewebe. — Nachträge. — Sachregister.

Botanische Zeitung, Nr. 17, vom 1. September 1903, sagt über die erste Auflage:
Das vorliegende Buch wird jedermann zur Orientierung in dem behandelten Gebiet erwünscht und angenehm sein, weil es eine Reihe von Dingen im Zusammenhange bespricht, über die man sonst so zerstreute Einzeluntersuchungen findet, und weil es eine ausgedehnte und sorgfältige Verarbeitung der einschlägigen Literatur enthält. Es kann als ein unentbehrliches Handbuch bezeichnet werden.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANNS

10. JAHRGANG HEFT 3



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1918

Monatlich erscheint ein Heft | Preis für den Jahrgang: 32 Mk.

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.) bitten wir zu richten an
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns, Freiburg i. Br.,** Jacobistr. 23

Z XI

Inhalt des dritten Heftes.

I. Originalarbeit.

II. Besprechungen.

III. Neue Literatur.

Das Honorar für die Originalarbeiten beträgt Mk. 30.— bis zu einem Umfange von vier Druckbogen, für die in kleinerem Drucke hergestellten Besprechungen Mk. 50.— für den Druckbogen. Dissertationen werden nicht honoriert. Die Verfasser erhalten von ihren Beiträgen je 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert.

Ich erhebe in gleicher Weise wie der größere Teil der wissenschaftlichen Verlagsbuchhandlungen auf meine bis zum 31. Dezember 1916 erschienenen Verlagswerke mit Ausnahme der Zeitschriften einen Kriegsteuerungszuschlag von 20 Prozent auf die Ladenpreise, wie sie in den Katalogen und meinen Verlagsanzeigen genannt sind. Der vermittelnde Sortimentsbuchhändler hat das Recht, weitere 10 Prozent vom Ladenpreis aufzuschlagen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Versuch einer methodologischen Kritik des Erklärungsprinzipes und der botanischen Tatsachen des Lamarckismus. Von Dr. phil. **Karl Detto,** Assistent am botanischen Institut der Universität Jena. Mit 17 Abbildungen im Text. 1904. Preis: 4 Mark.

Inhalt: I. Methodologische Voraussetzungen. — II. Die organische Zweckmäßigkeit und das Ausgangsproblem. — III. Die Lamarckistischen Theorien, ihr Erklärungsprinzip und ihre Konsequenzen. — IV. Die Tatsachen der direkten Anpassung und die Möglichkeit ihrer kausal-physiologischen Deutung. — V. Indirekte Oekogenese als Erklärungsprinzip der Selektionstheorie.

Das neue botanische Institut der Universität Innsbruck.
Von Prof. Dr. **E. Heinricher.** Mit 3 Tafeln. 1914. Preis: 80 Pf.

Die Verlegung des botanischen Gartens in Innsbruck hatte auch die Verlegung und den Neubau des botanischen Instituts zur Folge. Ein den modernsten Anforderungen entsprechendes Institut ist jetzt entstanden, und deshalb wird die Beschreibung der Einrichtung und der Entstehung dieses Baues, die mit einigen photographischen Abbildungen verdeutlicht ist, in botanischen Kreisen Beachtung finden.

SEMPER APIS LABORIBUS

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Soeben erschien:

Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik).

Gemeinsame Aufgaben der Entwicklungsgeschichte, Vererbungs- und Rassenlehre. Von **Valentin Haecker**, Professor der Zoologie in Halle a. S. Mit 181 Abbildungen im Text. (X, 344 S. gr. 8°.) 1918. Preis: 12 Mark.

Inhalt: 1. Aufgaben der Eigenschafts- oder Rassenanalyse. 2. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse der Einzelligen. 3. Größenunterschiede. 4. Asymmetrie. 5. Haare, Federn und ähnliche Ektodermbildungen. 6. Allgemeines über Pigmentierung. Ferment-Chromogen-Hypothese. 7. Die Farbenrassen der Axolotl und Säuger. 8. Farbenrassen der Vögel. 9. Farbenrassen der Pflanzen. 10. Albinismus und Albinoidismus. 11. Partieller Albinismus. Scheckung und Abzeichen. 12. Tigerstreifung. Apfelung. Tigerfleckung. Schimmelung. 13. Weißbuntheit bei Vögeln, niederen Wirbeltieren und Pflanzen. 14. Wildzeichnung. 15. Bisherige Ansichten über die Ursachen der Zeichnung. 16. Zeichnung und Hautwachstum. 17. Zeichnung und Hautwachstum beim Axolotl. 18. Anwendung der Hautwachstumshypothese auf besondere Fälle. 19. Zeichnung der Vögel. 20. Anomalien der Extremitäten und des Schwanzes. 21. Kämme. Hörner, Geweihe. 22. Schädelform und Gesichtstypus. 23. Eine entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel. 24. Entwicklungsgeschichtliche Wissenschaftsanalyse. Konstitutionslehre und Völkerkunde. 25. Entwicklungsgeschichtliche Vererbungs- und Pluripotenz.

Beiträge zur entwicklungsmechanischen Anatomie der Pflanzen.

Von Prof. Dr. **Ernst Küster.**

1. Heft: **Zonenbildung in kolloidalen Medien.** Mit 25 Abbildungen im Text. 1913. (X, 111 S. gr. 8°.) Preis: 4 Mark.

Inhalt: 1. Äquidistante Zonen. — 2. Frakturen, Verwerfungen u. a. — 3. Exzentrische Ringsysteme und polyzentrische Diffusionsfelder. — 4. Zoologische Betrachtungen. — Schluß: Erklärungsmöglichkeiten für das Zustandekommen eines „inneren Rhythmus". — Namen- und Sachregister.

Das vorliegende Heft bildet das erste einer auf wenige Stücke berechneten Reihe von „Beiträgen zur entwicklungsmechanischen Anatomie der Pflanzen". Die Arbeit berichtet von des Verfassers neuen Untersuchungen auf Grund des Liesegangschen Phänomens, bei welchem sich herausgestellt hat, daß sich mit Hilfe des letzteren eine stattliche Reihe von Prozessen aus der Ontogenie der Pflanzen kausal erklären läßt. Der Verfasser bringt mit seinen Mitteilungen nicht nur neue Beiträge zur Morphologie der Gele, sondern macht vor allem den entwicklungsmechanisch interessierten Botaniker auf neue Erklärungsmöglichkeiten aufmerksam.

Grundzüge einer chemisch-physikalischen Theorie des Lebens.

Von Dr. **Hendrik Lundegårdh**, Privatdozent an der Universität Stockholm. (V, 63 S. gr. 8°.) 1914. Preis: 2 Mark.

Die chemische und physikalische Physiologie findet in dem Organismus überall Vorgänge, die den Gesetzen der Chemie und Physik folgen. Lundegårdh sucht in obiger Schrift aus diesen Tatsachen allgemeine kausale Prinzipien abzuleiten, die es dann ermöglichen, die innere Konstruktion und Arbeitsweise der Zelle (des Protoplasmas) bei Regulationen, ontogenetische Formbildung, Regeneration einigermaßen zu verstehen. Die Broschüre kann daher allen empfohlen werden, die sich für die Fortschritte der experimentellen Biologie interessieren.

Untersuchungen über die Chlorose der Reben.

Von Dr. **Emil Molz**, Assistent an der pflanzenpathologischen Versuchsstation der königl. Lehranstalt für Wein-, Obst- und Gartenbau in Geisenheim a. Rh. Mit 4 Tafeln und 8 Abbildungen. (Abdruck aus dem Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten. II. Abt. Bd. XIX.) 1907. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Der rote Brenner des Weinstocks.

Aus der Schweizerischen Versuchs-Anstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau in Wädenswil. Von **Hermann Müller-Thurgau.** 1903. Preis: 3 Mark 60 Pf.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Organographie der Pflanzen

insbesondere der

Archegoniaten und Samenpflanzen

Von

Dr. K. Goebel

Professor an der Universität München

Zweite, umgearbeitete Auflage

Zweiter Teil: Spezielle Organographie.

1. Heft: **Bryophyten**

Mit 438 Abbildungen im Text. (XII, S. 515—902, gr. 8°.) 1915.

Preis: 12 Mark 50 Pf.

Inhalt: 1. Abschnitt: **Einleitung.** 1. Kurze Übersicht der Geschichte der Bryophytenforschung, Stellung der Bryophyten im System. 2. Die Sexualorgane der Bryophyten. 3. Vergleich der Gametophyten und der Sporophyten beider Gruppen. 4. Der innere Aufbau des Kapselteiles des Embryos. 5. Vergleich zwischen dem Sporophyten und dem Gametophyten. 6. Einige Eigentümlichkeiten in Zellenbau, Stoffwechsel und Periodizität der Entwicklung. — 2. Abschnitt: **Die Lebermoose.** 1. Die Gestaltung der Vegetationsorgane. 2. Die anatomische Gliederung. 3. Die Beziehungen der Organbildung zu den Lebensbedingungen. 4. Ungeschlechtliche Vermehrung der Lebermoose. 5. Fertile Sprosse und Schutz der Sexualorgane. 6. Die Embryonen und Sporogonien. 7. Die Sporenkeimung. — 3. Abschnitt: **Die Laubmoose.** 1. Die Vegetationsorgane. 2. Beziehungen der Laubmoose zur Außenwelt. 3. Ungeschlechtliche Vermehrung. 4. Gametangienstände und Sporogonbildung. 5. Einrichtung der Sporenverbreitung.

2. Heft: **Pteridophyten**

Mit 293 Abbildungen im Text. (XVII, S. 903—1208, gr. 8°.) 1918.

Preis: 12 Mark.

Preis des ganzen II. Teiles: 24 Mark 50 Pf., geb. in einem Bande: 28 Mark.

Inhalt: 1. Abschnitt: **Einleitung.** 2. Abschnitt: **Gametangien, Gametophyt- und Embryobildung.** 1. Kapitel: Die Gametangien. 2. Kapitel: Die Gestaltung der Prothallien. 3. Kapitel: Die Embryobildung. 3. Abschnitt: **Gestaltung der Vegetationsorgane.** 1. Kapitel: Allgemeines. 2. Kapitel: Bewurzelung. 3. Kapitel: Sproßgestaltung bei den einzelnen Gruppen. 3. Kapitel: Mutationen bei Farnen. 4. Kapitel: Vegetative Vermehrung. 4. Abschnitt: **Sporophylle und Blüten.** 5. Abschnitt: **Die Sporangien und Sporen.** Nachträge. Namen- und Sachregister zu Band 2.

Im „Prometheus“ Nr. 495 (27) wird in einer eingehenden Besprechung des Werkes unter anderem gesagt:
„. . . Die Darstellung ist klar und fesselnd, die Abbildungen reichlich, wohlgewählt und originell, so daß wir nur sagen können: wir beneiden nicht ohne wehmütigen Rückblick auf das, was vor 50 Jahren in dieser Richtung zu Gebote stand, die heutige Jugend, welche, mit solchen Lehrbüchern ausgerüstet, der Pflanzenwelt näher treten kann. . . .“

Die Abonnenten des Werkes werden das neue Heft mit um so größerer Freude begrüßen, als ihm ein ausführliches Sachregister zu dem nunmehr vollständig vorliegenden zweiten Teil beigegeben ist. Der dritte Teil und damit der Schluß des genannten Werkes soll in einigen Jahren folgen.

Früher erschien:

Erster Teil: Allgemeine Organographie

Zweite umgearbeitete Auflage. (X, 514 S. gr. 8°.) 1913.

Preis: 16 Mark, geb. 17 Mark.

Inhalt: Einleitung. Aufgaben der Organographie. I. Beziehungen zwischen Gestalt und Funktion. II. Die Organbildung auf den verschiedenen Stufen des Pflanzenreichs. III. Symmetrieverhältnisse. IV. Umbildung, Verkümmerung, Verwachsung, Teilung. V. Verschiedenheit der Organbildung auf verschiedenen Entwicklungsstufen: Jugendformen und Folgeformen. VI. Die Abhängigkeit der Organbildung von inneren und äußeren Faktoren. — Namen- und Sachregister.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANNS

10. JAHRGANG HEFT 4

MIT 8 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1918

Monatlich erscheint ein Heft — Preis für den Jahrgang: 32 Mk.

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.) bitten wir zu richten an
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns, Freiburg i. Br.,** Jacobistr. 23

Inhalt des vierten Heftes.

I. Originalarbeit.

II. Besprechungen.

Das Honorar für die Originalarbeiten beträgt Mk. 30.— bis zu einem Umfange von vier Druckbogen, für die in kleinerem Drucke hergestellten Besprechungen Mk. 50.— für den Druckbogen. Dissertationen werden nicht honoriert. Die Verfasser erhalten von ihren Beiträgen je 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Vom 2. Januar 1918 ab erhebe ich in gleicher Weise wie der größere Teil der wissenschaftlichen Verlagsbuchhandlungen auf meine bis zum 31. Dezember 1916 erschienenen Verlagswerke mit Ausnahme der Zeitschriften einen Kriegsteuerungszuschlag von 20 Prozent auf die Ladenpreise, wie sie in den Katalogen und meinen Verlagsanzeigen genannt sind. Der vermittelnde Sortimentsbuchhändler hat das Recht, weitere 10 Prozent vom Ladenpreis aufzuschlagen.

Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Vortrag, gehalten auf der 79. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Dresden am 16. September 1907 von Dr. **Otto Porsch**, Privatdozent für systematische Botanik an der k. k. Universität in Wien. Mit 44 Textabbildungen. 1907. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Ein Beitrag zur „phylogenetischen Pflanzenhistologie" von Dr. **Otto Porsch**, Assistent am botanischen Institut der k. k. Universität in Wien. Mit 4 Tafeln und 4 Abbildungen im Text. 1905. Preis: 8 Mark.

Inhalt: 1. Der Spaltöffnungsapparat als phyletisches Merkmal. — 2. Spaltöffnungsapparat und Vererbung. — 3. Spaltöffnungsapparat und biognetisches Grundgesetz. — 4. Spaltöffnungsapparat und Generationswechsel.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift N. F., Bd. V., Nr. 9:

. . . Porsch geht vergleichend den Bau des Spaltöffnungssystems der Bryophyten, Pteridophyten, Gymnospermen und bei den Angiospermen durch und zeigt, daß die genannten 4 Gruppen ebenso viele Abschnitte in dem Anpassungsprozeß der ursprünglich ausschließlich an das Wasserleben gebundenen Pflanze an das Landleben darstellen, und er macht auf anatomische Eigentümlichkeiten aufmerksam, die sich vielleicht als Erinnerungen an Verhältnisse bei Vorfahren deuten lassen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Organographie der Pflanzen

insbesondere der

Archegoniaten und Samenpflanzen

Von

Dr. K. Goebel

Professor an der Universität München

Zweite, umgearbeitete Auflage

Zweiter Teil: **Spezielle Organographie.**

1. Heft: **Bryophyten**

Mit 438 Abbildungen im Text. (XII, S. 515—902, gr. 8°.) 1915.

Preis: 12 Mark 50 Pf.

Inhalt: 1. Abschnitt: **Einleitung.** 1. Kurze Übersicht der Geschichte der Bryophytenforschung, Stellung der Bryophyten im System. 2. Die Sexualorgane der Bryophyten. 3. Vergleich der Gametophyten und der Sporophyten beider Gruppen. 4. Der innere Aufbau des Kapselteiles des Embryos. 5. Vergleich zwischen dem Sporophyten und dem Gametophyten. 6. Einige Eigentümlichkeiten in Zellenbau, Stoffwechsel und Periodizität der Entwicklung. — 2. Abschnitt: **Die Lebermoose.** 1. Die Gestaltung der Vegetationsorgane. 2. Die anatomische Gliederung. 3. Die Beziehungen der Organbildung zu den Lebensbedingungen. 4. Ungeschlechtliche Vermehrung der Lebermoose. 5. Fertile Sprosse und Schutz der Sexualorgane. 6. Die Embryonen und Sporogonien. 7. Die Sporenkeimung. — 3. Abschnitt: **Die Laubmoose.** 1. Die Vegetationsorgane. 2. Beziehungen der Laubmoose zur Außenwelt. 3. Ungeschlechtliche Vermehrung. 4. Gametangienstände und Sporogonbildung. 5. Einrichtung der Sporenverbreitung.

2. Heft: **Pteridophyten**

Mit 293 Abbildungen im Text. (XVII, S. 903—1208, gr. 8°.) 1918.

Preis: 12 Mark.

Preis des ganzen II. Teiles: 24 Mark 50 Pf., geb. in einem Bande: 28 Mark

Inhalt: 1. Abschnitt: **Einleitung.** 2. Abschnitt: **Gametangien, Gametophyt- und Embryobildung.** 1. Kapitel: Die Gametangien. 2. Kapitel: Die Gestaltung der Prothallien. 3. Kapitel: Die Embryobildung. 3. Abschnitt: **Gestaltung der Vegetationsorgane.** 1. Kapitel: Allgemeines. 2. Kapitel: Bewurzelung. 3. Kapitel: Sproßgestaltung bei den einzelnen Gruppen. 3. Kapitel: Mutationen bei Farnen. 4. Kapitel: Vegetative Vermehrung. 4. Abschnitt: **Sporophylle und Blüten.** 5. Abschnitt: **Die Sporangien und Sporen.** Nachträge. Namen- und Sachregister zu Band 2.

Im „Prometheus" Nr. 195 (27) wird in einer eingehenden Besprechung des Werkes unter anderem gesagt:
„. . . Die Darstellung ist klar und fesselnd, die Abbildungen reichlich, wohlgewählt und originell, so daß wir nur sagen können: wir beneiden nicht ohne wehmütigen Rückblick auf das, was vor 50 Jahren in dieser Richtung zu Gebote stand, die heutige Jugend, welche, mit solchen Lehrbüchern ausgerüstet, der Pflanzenwelt näher treten kann. . . ."

Die Abonnenten des Werkes werden das neue Heft mit um so größerer Freude begrüßen, als ihm ein ausführliches Sachregister zu dem nunmehr vollständig vorliegenden zweiten Teil beigegeben ist. Der dritte Teil und damit der Schluß des genannten Werkes soll in einigen Jahren folgen.

Früher erschien:

Erster Teil: **Allgemeine Organographie**

Zweite umgearbeitete Auflage. (X, 514 S. gr. 8°.) 1913.

Preis: 16 Mark, geb. 17 Mark.

Inhalt: Einleitung. Aufgaben der Organographie. I. Beziehungen zwischen Gestalt und Funktion. II. Die Organbildung auf den verschiedenen Stufen des Pflanzenreichs. III. Symmetrieverhältnisse. IV. Umbildung, Verkümmerung, Verwachsung, Teilung. V. Verschiedenheit der Organbildung auf verschiedenen Entwicklungsstufen: Jugendformen und Folgeformen. VI. Die Abhängigkeit der Organbildung von inneren und äußeren Faktoren. — Namen- und Sachregister.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

DER HAFER

Eine Monographie auf wissenschaftlicher und praktischer Grundlage

von

Dr. Adolf Zade
Privatdozent an der Universität Jena

(VI, 355 S. gr. 8°.) 1918.

Preis: 9 Mark.

Frühlings Landwirtschaftliche Zeitung. Zentralblatt für praktische Landwirtschaft, 67. Jahrgang, Heft 3/4.

Mit großem Fleiße und kritischem Bemühen hat er alle wichtigen Forschungsergebnisse und Feststellungen zusammengetragen, geordnet und zu einem übersichtlichen Ganzen kritisch verarbeitet. Geschichte und Heimat — Name, Verbreitung und Statistisches — Gestaltsbeschreibungen in der Reihenfolge der Entwicklung — Formabweichungen — Wachstumsbedingungen — Wachstumsstörungen — Ernte und Aufbewahrung — Systematisches — Züchtung — der Hafer als Futter und Nahrungsmittel —, das sind die Hauptabschnitte des Buches, in die das reiche Material eingegliedert ist in einer Form, die das Buch sowohl zu einem brauchbaren Leitfaden wie zu einem zuverlässigen Nachschlagebuche macht, das von dem wissenschaftlichen Arbeiter und dem praktischen Landwirte, der sich über die wissenschaftlichen Grundlagen des Haferbaues unterrichten will, mit gleichem Erfolge benutzt werden kann. Die zahlreichen schönen Abbildungen, die zum großen Teile vom Verfasser selbst hergestellt sind, veranschaulichen besonders die morphologischen Verhältnisse der Haferpflanze in sehr belehrender Weise. Ein ausführliches Personen- und Sachverzeichnis erleichtert den Gebrauch des Buches bestens. Alles in allem ist das Zadesche Werk als eine sehr wertvolle Bereicherung der landwirtschaftlichen Literatur anzusprechen; es kann nach den verschiedenen Seiten hin großen Nutzen stiften und sei unsern Lesern bestens empfohlen. E.

Zeitschrift für Botanik, Bd. X, Heft 2;

Es war ein verdienstliches Werk, daß Verfasser, dem wir schon eine Anzahl wertvoller Beiträge zur Kenntnis des Hafers verdanken, sich entschloß, die darüber vorhandenen Forschungsergebnisse in einer „Monographie auf wissenschaftlicher und praktischer Grundlage" zusammenzustellen. So entstand das vorliegende, mit einer Anzahl instruktiver Abbildungen geschmückte Werk, in dem wir alles Wissenswerte über den Hafer, in übersichtlicher Anordnung zusammengefaßt und kritisch gesichtet, dargestellt finden. Das Buch erhält dadurch seinen besonderen Wert, daß die bisherigen Literaturerscheinungen in ihm nur nach eingehendem kritischem Studium verwendet, ferner die Ergebnisse zahlreicher eigner experimenteller Untersuchungen darin niedergelegt wurden. Nach alledem wird es denn sicher seine ihm vom Verfasser zugedachte Aufgabe in vollkommenster Weise erfüllen, nämlich als Leitfaden und zugleich Nachschlagebuch für alle dienen, die dem Hafer, sei es nach theoretischer oder auch praktischer Seite hin, Interesse entgegenbringen. M. Koernicke.

Zeitschrift für das Landwirtschaftliche Versuchswesen in Österreich, 21. Jahrg., Heft 1/3.

Eine Durchsicht des Buches lehrt, daß sein Inhalt nach jeder Richtung diesem Programme entspricht. Geschichte und Heimat des Hafers, Name, Verbreitung und Statistisches sind ausführlich erörtert, des weiteren ist eine Gestaltsbeschreibung in der Reihenfolge der Entwicklung gegeben. Dem folgt die Besprechung der Formabweichungen und Wachstumsbedingungen, der Wachstumsstörungen, Ernte und Aufbewahrung, Systematisches, Mitteilungen über die Züchtung des Hafers und seine Bedeutung als Futter- und Nahrungsmittel. Für den Landwirt sind besonders die Abschnitte über die Wachstumsbedingungen, worin sich eine ausführliche Darstellung der Pflanzenbaulehre des Hafers findet, über Wachstumsstörungen, Ernte und Aufbewahrung und Züchtung interessant, doch auch die anderen Abschnitte werden sein weitgehendstes Interesse erwecken. Das Buch Zades ist eine umfassende, fleißige und von größter Sachkenntnis zeugende Arbeit, die wir im Interesse der Intensivierung der Landwirtschaft die weiteste Verbreitung wünschen. Bersch.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANNS

10. JAHRGANG HEFT 5/6

MIT 15 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1918

Monatlich erscheint ein Heft Preis für den Jahrgang: 32 Mk.

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.) bitten wir zu richten an
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns, Freiburg i. Br.,** Jacobistr. 23

Z XI

Inhalt des fünften/sechsten Heftes.

I. Originalarbeit.

II. Besprechungen.

Das Honorar für die Originalarbeiten beträgt Mk. 30.— bis zu einem Umfange von vier Druckbogen, für die in kleinerem Drucke hergestellten Besprechungen Mk. 50.— für den Druckbogen. Dissertationen werden nicht honoriert. Die Verfasser erhalten von ihren Beiträgen je 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Botanische und landwirtschaftliche Studien auf Java. Von Dr. **W. Detmer,** Prof. an der Univ. Jena. Mit 1 Tafel. 1907.

Preis: 2 Mark 50 Pf, geb. 3 Mark 50 Pf.

Inhalt: Vorbemerkungen. — 1. Über einige wirtschaftliche Verhältnisse Javas. — 2. Das Produktionsvermögen der Pflanzen und klimatische Verhältnisse in Java und Mitteleuropa. — 3. Einiges über den Boden Javas. — 4. Der Reisanbau der Eingeborenen Javas. — 5. Die Kultur des Teestrauches nebst Bemerkungen über die „Indigofrage" in Java. — 6. Die Kultur des Kakaobaumes auf Java. — 7. Die Kultur des Fieberrindenbaumes auf Java. — 8. Der botanische Garten zu Buitenzorg. — 9. Vergleichende physiognomische Studien über brasilianische und javische Urwälder. — 10. Vergleichende Beobachtung über Stärke- und Zuckerblätter tropischer sowie einheimischer Pflanzen. — 11. Beobachtungen über Transpiration der Pflanzen in Java und in Jena. — 12. Kautschukgewinnung in Singapore.

Lehrer-Zeitung für Thüringen und Mitteldeutschland, Nr. 3, 1907:

Bei der anziehenden und fesselnden Darstellungsweise des Verfassers ist es ein Genuß, sich mit ihm in die Welt der Tropen zu versetzen.

Frankfurter Zeitung, Nr. 76, 17. März 1907:

Das vorliegende Buch ist das Ergebnis einer Reise nach Java, wo Verfasser in der berühmten botanischen Station von Buitenzorg während des Winters 1904/05 die dortigen Verhältnisse studiert hat. Detmer, ein bekannter Pflanzenphysiolog, versteht es vortrefflich, in allgemein verständlicher und anschaulicher Weise das Gesehene und Erlebte zu beschreiben; deshalb kann sein Buch allen empfohlen werden, die Interesse für Natur- und Völkerkunde haben.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Über eine Methode zur direkten Bestimmung der Oberflächenspannung der Plasmahaut von Pflanzenzellen.

Von Professor Dr. **Friedrich Czapek**, Vorstand des pflanzenphisiologischen Instituts der deutschen Universität in Prag. Mit 3 Abbildungen im Text. 1911. Preis: 2 Mark 60 Pf.

Die in der vorliegenden Arbeit beschriebene Methode zur Bestimmung der normalen Oberflächenspannung der Plasmahaut von Pflanzenzellen besteht in der Feststellung der Grenzkonzentration von Lösungen von oberflächenaktiven Stoffen von bekannter Oberflächenspannung, z. B. Äthylalkohol, welche eben imstande ist, aus Pflanzenzellen die Exosmose von leicht nachweisbaren Stoffen des Zellinhaltes zu erregen

Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien.

Von Dr. **Alfred Fischer**, a. o. Professor der Botanik in Leipzig. Mit 3 Tafeln. 1897. Preis: 7 Mark.

Inhalt: Einleitung. — I. **Wert der färbungsanalytischen Methode.** — II. **Cyanophyceen.** 1. Gliederung des Inhaltes am lebenden Material. 2. Verdauungsversuche. 3. Rindenschicht und Chromatophor. 4. Granulationen. 5. Grundmasse des Zentralkörpers. 6. Deutung der Cyanophyceenzelle. III. **Schwefelbakterien.** 1. Verteilung und Verhalten des Farbstoffes. 2. Gliederung und Deutung des Inhaltes. — IV. **Schwefelfreie Bakterien.** 1. Der Bau von Spirillum undula. 2. Andere Formen. 3 Deutung des Bakterienkörpers. — Literatur.

Flora, 84. Bd. (Erg.-Bd.), Heft 1, 1897:

Der Bau der Zellen von Cyanophyceen und Bakterien, namentlich die Frage nach Vorhandensein oder Fehlen von Kernen und Chromatophoren, haben bekanntlich in den letzten Jahren den Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gebildet. Das Resultat derselben war keineswegs ein übereinstimmendes. Der Verfasser, dem wir eine treffliche Untersuchung über die Cilien der Bakterien verdanken, hat in der vorliegenden Abhandlung jedenfalls wesentlich zur Klärung der schwebenden Fragen beigetragen. Er wendet sich namentlich gegen Bütschli, und kommt zu dem Resultate, daß der Cyanophyceen- wie der Bakterienzelle sowohl ein Kern wie ein kernähnliches Organ fehle, während die grüne Rinde der Cyanophyceenzelle als echtes Chromatophor aufzufassen sei. Die Untersuchungsresultate im einzelnen können hier nicht angeführt werden, es sei betreffs derselben auf die Arbeit selbst verwiesen.

Die paläobotanische Literatur.

Bibliographische Übersicht über die Arbeiten aus dem Gebiete der Paläobotanik. Herausgegeben von **W. J. Jongmans.**

III. Band: **Die Erscheinungen der Jahre 1910 und 1911 und Nachträge für 1909.** (II, 569 S. gr. 8⁰). 1913. Preis: 26 Mark.

Früher erschien:

I. Band: **Die Erscheinungen des Jahres 1908.** (IV, 217 S.) 1910. Preis: 7 Mark.

II. Band: **Die Erscheinungen des Jahres 1909 und Nachträge für 1908.** (IV, 417 S. 1910. Preis: 18 Mark.

Naturwissenschaftliche Rundschau, XXV. Jahrg., Nr. 43:

. . . Verf. gibt in einem ersten Teile zunächst eine Aufzählung der in diesem Jahre erschienenen Arbeiten, wobei nicht nur solche rein paläobotanischer Natur berücksichtigt sind, sondern auch solche, die einen Vergleich rezenter und fossiler Pflanzen oder mehr speziell geologische Angaben bieten. Der zweite umfassendere Teil des Werkes enthält sodann eine systematische Inhaltsübersicht jener Schriften. Nicht nur hier werden die einzelnen Gattungen und Arten alphabetisch aufgeführt unter Beifügung des geologischen Horizontes ihres Vorkommens und Angabe des Fundpunktes und der Art, in der sie ihre Bearbeitung gefunden haben, sondern auch für jede geologische Formation findet sich eine Zusammenstellung dessen, was über die fossile Flora dieser Periode erschienen ist.

Vorträge über botanische Stammesgeschichte,

gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden.

Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik. Von **J. P. Lotsy.**

Erster Band: **Algen und Pilze.** Mit 430 Abbildungen im Text. (IV, 828 S. gr. 8⁰). 1907. Preis: 20 Mark.

Zweiter Band: **Chormophyta zoidogamia.** Mit 553 Abbildungen im Text. (II, 902 S. gr. 8⁰). 1909. Preis: 24 Mark.

Dritter Band: **Chormophyta siphonogamia.** Erster Teil. Mit 661 Abbildungen im Text. (II, 1055 S. gr. 8⁰). 1911. Preis: 30 Mark.

Der 2. Teil des dritten Bandes befindet sich im Druck.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen nebst Betrachtungen über den Schalenbau der Miliolinen. Von Dr. **G. van Iterson** jun., Prof. in Delft. Mit 16 Tafeln und 110 Abbildungen im Text. 1917. Preis: 20 Mark.

Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle und die mitotische Teilung ihres Kernes. Von **F. G. Kohl,** a. o. Professor der Botanik an der Universität Marburg. Mit 10 lithograph. Tafeln. 1903. Preis: 20 Mark.

Inhalt: Einleitung. — Zentralkörper. — Cyanophycinkörper. — Fett, Gerbstoffe. — Chromatophoren. — Glykogen. — Membran und Scheide. — Plasmaverbindungen. — Verschlußkörper. — Vakuolen. — Chromatische Substanz. — Heterocysten. — Konkavzellen. — Zentralkörper. — Zusammenfassung der Resultate. — Bemerkungen zu den verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Cyanophyceen und Bakterien. — Bemerkung zu Brands „Morphologisch-physiologischen Betrachtungen über die wichtigsten Reaktionen und Färbungen. — Literaturverzeichnis.

Beiträge zur entwicklungsmechanischen Anatomie der Pflanzen. Von Prof. Dr. **Ernst Küster.**

1. Heft: **Zonenbildung in kolloidalen Medien.** Mit 25 Abbildungen im Text. 1913. (X, 111 S. gr. 8°.) Preis: 4 Mark.

Inhalt: 1. Äquidistante Zonen. — 2. Frakturen, Verwerfungen u. a. — 3. Exzentrische Ringsysteme und polyzentrische Diffussionsfelder — 4. Zoologische Betrachtungen. — Schluß: Erklärungsmöglichkeiten für das Zustandekommen eines „inneren Rhythmus“. — Namen- und Sachregister.

Das vorliegende Heft bildet das erste einer auf wenige Stücke berechneten Reihe von „Beiträgen zur entwicklungsmechanischen Anatomie der Pflanzen“. Die Arbeit berichtet von des Verfassers neuen Untersuchungen auf Grund des Liesegangschen Phänomens, bei welchem sich herausgestellt hat, daß sich mit Hilfe des letzteren eine stattliche Reihe von Prozessen aus der Ontogenie der Pflanzen kausal erklären läßt. Der Verfasser bringt mit seinen Mitteilungen nicht nur neue Beiträge zur Morphologie der Gele, sondern macht vor allem den entwicklungsmechanisch interessierten Botaniker auf neue Erklärungsmöglichkeiten aufmerksam.

Bau und Funktion der Siebröhre der Angiospermen. Von Dr. **Ernst Willy Schmidt,** derzeitigem 1. Assistenten am botan. Institut der Universität Marburg. Mit 1 farbigen Tafel und 42 Abbildungen im Text. (VI, 108 S. gr. 8°.) 1917. Preis: 4 Mark 50 Pf.

Unter allen Zellenarten des Angiospermen, Gymnospermen und Pteridophyten sind wohl die Siebröhren die am eingehendsten untersuchten. Dennoch sind manche ihrer morphologischen Eigenschaften noch nicht sicher festgestellt, und die Frage nach der physiologischen Leistung dieser in allen Sporophyten der genannten Pflanzengruppen vorhandenen Gebilde noch unklar. In der vorliegenden Schrift hat es der Verfasser unternommen, die Siebröhren und Geleitzellen der Angiospermen einer kritischen Untersuchung zu unterwerfen. Er hat die Literatur gesichtet und versucht, noch fragliche Punkte zu klären und sicherzustellen.

Die Hypothesen über die chemischen Vorgänge bei der Kohlensäure-Assimilation und ihre Grundlagen. Von Dr. **H. Schröder,** a. o. Prof. der Botanik an der Universität Kiel. (VIII, 168 S. gr. 8°.) 1917. Preis: 4 Mark 50 Pf.

Die Frage nach dem Übergang der Kohlensäure in Kohlehydrate innerhalb der grünen Pflanze ist trotz eifriger Bemühungen seitens der Chemiker und Pflanzenphysiologen bis zum heutigen Tage „Problem“ geblieben. Im vorliegenden Buche werden die seit Dezennien an den verschiedensten Stellen publizierten Hypothesen mit Einschluß ihrer mannigfaltigen Einzelausgestaltungen zusammengestellt und an Hand der Erfahrungstatsachen auf ihre Grundlagen geprüft. Jeder, der als Lehrer der Botanik oder Chemie dies Gebiet behandeln muß, wird die Arbeit mit Vorteil benutzen.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANNS

10. JAHRGANG HEFT 7

MIT 3 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1918

Monatlich erscheint ein Heft — Preis für den Jahrgang: 32 Mk.

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.) bitten wir zu richten an
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns, Freiburg i. Br.,** Jacobistr. 23

Z XI

Inhalt des siebenten Heftes.

Das Honorar für die Originalarbeiten beträgt Mk. 30.— bis zu einem Umfange von vier Druckbogen, für die in kleinerem Drucke hergestellten Besprechungen Mk. 50.— für den Druckbogen. Dissertationen werden nicht honoriert. Die Verfasser erhalten von ihren Beiträgen je 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Ich erhebe in gleicher Weise wie der größere Teil der wissenschaftlichen Verlagsbuchhandlungen auf meine bis zum 31. Dezember 1916 erschienenen Verlagswerke mit Ausnahme der Zeitschriften einen Kriegsteuerungszuschlag von 20 Prozent auf die Ladenpreise, wie sie in den Katalogen und meinen Verlagsanzeigen genannt sind. Der vermittelnde Sortimentsbuchhändler hat das Recht, weitere 10 Prozent vom Ladenpreis aufzuschlagen.

Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Von Dr. **Ludwig Jost,** Prof. an der Universität Straßburg. Dritte Auflage. Mit 194 Abbildungen im Text. (XVI, 760 S. gr. 8°.) 1913. Preis: 16 Mark, geb. 19 Mark.

Pathologische Pflanzenanatomie. In ihren Grundzügen dargestellt von **Ernst Küster,** Prof. der Botanik an der Universität zu Bonn a. Rh. Mit 209 Abbildungen im Text. Zweite völlig umgearbeitete Auflage. (XI, 447 S. gr. 8°.) 1916. Preis: 14 Mark, geb. 15 Mark 20 Pf.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Das Phytoplankton des antarktischen Meeres nach dem Material der deutschen Tiefsee-Expedition 1898-1899. Von **G. Karsten.** Mit 19 Tafeln. 1905. Preis: 50 Mark.

Das Phytoplankton des atlantischen Ozeans nach dem Material der deutschen Tiefsee-Expedition 1898-1899. Von **G. Karsten.** Mit 15 Tafeln. 1906. Preis: 35 Mark.

Das indische Phytoplankton. Von **G. Karsten.** Mit 5 Abbildungen und 20 Tafeln. 1907. Preis: 70 Mark.

Mexikanische Cacteen-, Agaven- und Bromeliaceen-Vegetation. Von Prof. Dr. **G. Karsten,** Halle a. S. und Prof. Dr. **Ernst Stahl,** Jena. 6 Lichtdrucktafeln mit 5 Blatt Tafelerklärungen. (Vegetationsbilder, herausgegeben von Prof. Dr. G. Karsten, Halle a. S. und Prof. Dr. H. Schenck, Darmstadt.) 1903. 4⁰. Preis: 4 Mark.

Von Dr. **Georg Klebs,** Prof. der Botanik in Heidelberg, sind erschienen:

Über das Verhältnis des männlichen und weiblichen Geschlechts in der Natur. 1894. Preis: 80 Pf.

Über einige Probleme der Physiologie der Fortpflanzung. 1895. Preis: 75 Pf.

Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Mit 3 Tafeln und 15 Textfiguren. 1896. Preis: 18 Mark.

Die Selbsterhitzung des Heues. Eine biologische Studie von Dr. **Hugo Miehe,** Privatdozent der Botanik in Leipzig. 1907. Preis: 3 Mark 50 Pf.

Die Zelle der Bakterien. Vergleichende und kritische Zusammenfassung unseres Wissens über die Bakterienzelle. Für Botaniker, Zoologen und Bakteriologen. Von Dr. **Artur Meyer,** o. Prof. der Botanik und Direktor des botanischen Gartens und des botanischen Instituts der Universität Marburg. Mit 1 chromolithographischen Tafel und 34 Abbildungen im Text. 1912. Preis: 12 Mark, geb. 13 Mark.

Von demselben Verfasser erschien ferner:

Botanische Praktika. Zum Gebrauche in den botanischen Laboratorien und zum Selbstunterrichte. Für Botaniker, Chemiker, Pharmazeuten, Studierende des höheren Lehramtes, Zoologen.

Praktikum I: **Erstes mikroskopisches Praktikum.** Eine Einführung in den Gebrauch des Mikroskops und in der Anatomie der höheren Pflanzen. Dritte, vollständige Auflage. Mit 110 Abbildungen im Text. (VI und 255 S.) 1915. Preis: 6 Mark 50 Pf., geb. 7 Mark 50 Pf.

Praktikum II: **Praktikum der botanischen Bakterienkunde.** Einführung in die Methoden der botanischen Untersuchung und Bestimmung der Bakterienspezies. Mit einer farbigen Tafel und 31 Abbilbungen im Text. (VII und 157 S.) 1903. Preis: 4 Mark 50 Pf., geb. 5 Mark 20 Pf.

Untersuchungen über die Stärkekörner. Mit 9 Tafeln und 99 Abbildungen im Text. 1895. Preis: 20 Mark.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Festschrift zum 70. Geburtstage von
Ernst Stahl in Jena

Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Herausgegeben von

Dr. K. Goebel

in München

Neue Folge elfter und zwölfter Band (der ganzen Reihe 111. und 112. Band)

Mit 7 Tafeln und 169 Abbildungen im Text

Preis für Abnehmer der „Flora" 10 Mark — Preis für den Einzelverkauf 15 Mark

Inhalt:

Detmer, W., Ernst Stahl, seine Bedeutung als Botaniker und seine Stellung zu einigen Grundproblemen der Biologie.

Karsten, G., Über Kompaßpflanzen. (Mit 1 Tafel.)

Molisch, H., Über den mikrochemischen Nachweis und die Verbreitung gelöster Oxalate im Pflanzenreiche (Mit 1 Tafel).

Reinke, J., Bemerkungen über Mannigfaltigkeit und Anpassungen.

Meyer, Arthur, Eiweißstoffwechsel und Vergilben der Laubblätter von Tropaeolum majus. (Mit 17 Abbildungen.)

Klebs, G., Über die Blütenbildung von Sempervivum. (Mit 5 Abbildungen).

Neger, F. W., Die Wegsamkeit der Laubblätter für Gase. (Mit 3 Abbildungen.)

Tischler, G., Über den anatomischen Bau der Staub- und Fruchtblätter bei Lythrum Salicaria mit Beziehung auf das „Jllegitimitätsproblem". (Mit 1 Tafel und 8 Abbildungen.)

Klebahn, H., Peridermium pini (Willd.) Kleb und seine Übertragung von Kiefer zu Kiefer. (Mit 2 Tafeln und 1 Abbildung.)

de Vries, Hugo, Phylogenetische und gruppenweise Artbildung.

Drude, Oscar, Licht- und Wärmestrahlung als ökologische Standortsfaktoren.

Goebel, K., Zur Kenntnis der Zwergfarne. (Mit 6 Abbildungen.)

Focke, W. O., Die nordwestdeutsche Küstenflora.

Giesenhagen, K., Über einen seltsamen Farn der Flora von Ceylon. (Mit 6 Abbildungen.)

v. Kirchner, O., Die Bestäubungseinrichtung von Isnardia palustris A. und ihre Verwandten. (Mit 6 Abbildungen.)

Schmid, G., Zur Kenntnis der Oscillarienbewegung. (Mit 11 Abbildungen.)

Kniep, Hans, Über die Bedingungen der Schnallenbildung bei den Basidiomyzeten.

Möbius, M., Über Orientierungsbewegungen von Knospen, Blüten und Früchten. (Mit 11 Abbildungen.)

Klebahn, H., Impfversuche mit Pfropfbastarden. (Mit 9 Abbildungen.)

Miehe, Hugo, Anatomische Untersuchung der Pilzsymbiose bei Casuarina equisetifolia nebst einigen Bemerkungen über das Mykorhizenproblem. (Mit 1 Tafel und 2 Abbildungen.)

Benecke, Wilhelm, Pflanzen und Nacktschnecken.

Jost L., Die Griffelhaare der Campanulablüte. (Mit 12 Abbildungen.)

Diels, L., Über Wurzelkork bei Pflanzen stark erwärmter Böden. (Mit 3 Abbildungen.)

Schenck, H., Verbänderungen und Gabelungen an Wurzeln. (Mit 10 Abbildungen.)

Koernicke, M., Über die extrafloralen Nectarien auf den Laubblättern einiger Hibisceen. (Mit 1 Tafel und 4 Abbildungen.)

Riß, M. M., Die Antherenhaare von Cyclanthera pedata (Schrad.) und einiger anderer Cucurbitaceen. (Mit 16 Abbildungen.)

Biedermann, W., Mikrochemische Beobachtungen an den Blattzellen von Elodea. (Mit 19 Abbildungen.)

Büsgen, M., Biologische Studien mit Botritis cinera.

Küster, E., Über rhythmisches Dickenwachstum. (Mit 13 Abbildungen.)

Renner, O., Weitere Vererbungsstudien an Önotheren.

Lubosch, Wilhelm, Über Pander und d'Altons Vergleichende Osteologie der Säugetiere.

Sernander, Rutger, Subfossile Flechten. (Mit 7 Abbildungen.)

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.



HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANNS

10. JAHRGANG HEFT 8

MIT 7 KURVEN UND 2 TAFELN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1918

Monatlich erscheint ein Heft — Preis für den Jahrgang: 32 Mk.

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.) bitten wir zu richten an
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns, Freiburg i. Br.,** Jacobistr. 23

A

Inhalt des achten Heftes.

I. Originalarbeit.

II. Besprechungen.

III. Neue Literatur.

IV. Personal-Nachrichten.

V. Preisaufgabe.

Das Honorar für die Originalarbeiten beträgt Mk. 30.— bis zu einem Umfange von vier Druckbogen, für die in kleinerem Drucke hergestellten Besprechungen Mk. 50.— für den Druckbogen. Dissertationen werden nicht honoriert. Die Verfasser erhalten von ihren Beiträgen je 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert.

DIE DEUTSCHE LEIHBÜCHEREI
Berlin W 35
liefert leihweise alle gewünschten Zeitschriften, wissenschaftlichen Neuerscheinungen und älteren Werke sowie größere Handbibliotheken allerorten unter vorteilhaften Bedingungen. Prospekte auf Wunsch.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Pflanzenphysiologie
als Theorie der Gärtnerei

Von

Dr. Hans Molisch
o. ö. Professor und Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts an der k. k. Universität in Wien.

Für Botaniker, Gärtner, Landwirte, Forstleute und Pflanzenfreunde.

Mit 137 Abbildungen im Text.

Zweite, neubearbeitete Auflage.

(XI, 324 S. gr. 8°.) 1918.

Preis: 13 Mark, geb. 15 Mark 50 Pf.

A



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Neuerscheinungen:

Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich

Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre

Von

Dr. Alfred Ernst

Professor der Botanik an der Universität Zürich.

Mit 172 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. (XV, 665 S. gr. 8°.) 1918.

Preis: 36 Mark.

Inhaltsübersicht: Einleitung. 1. Kapitel: Bisherige Untersuchungen über Vorkommen und Wesen von Parthenogenesis und verwandter Fortpflanzungserscheinungen im Pflanzenreich. 2. Kapitel: Bisherige Untersuchungen und Ansichten über die Parthenogenesis von Chara crinita. 3. Kapitel: Ergebnisse eigener Untersuchungen über Amphimixis und Parthenogenesis bei Chara crinita. 4. Kapitel: Fragestellung, Arbeitsprogramme und bisherige Ergebnisse über experimentelle Erzeugung generativer und somatischer Parthenogenesis bei Chara crinita. 5. Kapitel: Bastardierung als Ursache der Entstehung und der Apogamie der diploiden Chara crinita. 6. Kapitel: Zur Definition von Parthenogenesis und Apogamie. 7. Kapitel: Über die Möglichkeit des Vorkommens und der experimentellen Erzeugung von Bastard-Apogamie in anderen Verwandtschaftskreisen des Pflanzenreichs. 8. Kapitel: Vergleichung der Fortpflanzungsverhältnisse apogamer und hyprider Angiospermen. 9. Kapitel: Die Chromosomenzahlen von apogamen und hybriden Angiospermen. 10. Kapitel: Die Erscheinungen der Pseudogamie im Lichte der Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamie: Pseudogamie als induzierte apogame Entwicklung. 11. Kapitel: Hyprider Ursprung und Parthenokarpie. 12. Kapitel: Zur Kenntnis der Nucellarembryonie bei Angiospermen. 13. Kapitel: Ausdehnung der Bastardhypothese auf Pflanzen mit ausschließlich vegetativer Propagation. 14. Kapitel: Andere Ursachen verminderter Fertilität, von Sterilität und vegetativer Vermehrung im Pflanzenreich. 15. Kapitel: Bastardierung und Apogamie, Artbegriff und Artbildung. Literaturverzeichnis und Autoren-Register. Namen- und Sach-Register. Berichtigungen.

Das Werden der Organismen

Zur Widerlegung von Darwins Zufallstheorie durch das Gesetz in der Entwicklung

Von

Oskar Hertwig

Direktor des anatomisch-biologischen Instituts der Universität Berlin.

Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage.

Mit 115 Abbildungen im Text. (XVIII, 680 S. gr. 8°.) 1918.

Preis: 24 Mark, geb. 28 Mark.

Inhalt: 1. Die älteren Zeugungstheorien. 2. Die Stellung der Biologie zur vitalistischen und mechanistischen Lehre vom Leben. 3. Die Lehre von der Artzelle als Grundlage für das Werden der Organismen. 4. Die allgemeinen Prinzipien, nach denen aus den Artzellen die vielzelligen Organismen entstehen. 5. Die Umwertung des biogenetischen Grunggesetzes. 6. Die Erhaltung des Lebensprozesses durch die Generationsfolge. 7. Das System der Organismen. 8. Die Frage nach der Konstanz der Arten. 9. Die Frage nach der Konstanz der Arten. 10. Die Stellung der Organismen im Mechanismus der Natur. 12. Das Problem der Vererbung. 13. III. Der gegenwärtige Stand des Vererbungsproblems. 14. Die Geschichte der Deszendenztheorien. Lamarckismus und Darwinismus. 15. Kritik der Selektions- und Zufallstheorie. 16. Zusammenfassung. Nachwort zur ersten und zweiten Auflage. Register.





Verlag von Gustav Fischer in Jena

Festschrift zum 70. Geburtstage von
Ernst Stahl in Jena

Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Herausgegeben von

Dr. K. Goebel

in München

Neue Folge elfter und zwölfter Band (der ganzen Reihe 111. und 112. Band)
Mit 7 Tafeln und 169 Abbildungen im Text

Preis für Abnehmer der „Flora" 40 Mark — Preis für den Einzelverkauf 45 Mark

Inhalt:

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANNS

10. JAHRGANG HEFT 9

MIT 17 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1918

Monatlich erscheint ein Heft | Preis für den Jahrgang: 32 Mk.

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.) bitten wir zu richten an
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns, Freiburg i. Br.,** Jacobistr. 23

Inhalt des neunten Heftes.

I. Originalarbeiten.

II. Sammelreferat.

III. Besprechungen.

IV. Neue Literatur.

Das Honorar für die Originalarbeiten beträgt Mk. 30.— bis zu einem Umfange von vier Druckbogen, für die in kleinerem Drucke hergestellten Besprechungen Mk. 50.— für den Druckbogen. Dissertationen werden nicht honoriert. Die Verfasser erhalten von ihren Beiträgen je 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert.

DIE DEUTSCHE LEIHBÜCHEREI

Berlin W 35

liefert leihweise alle gewünschten Zeitschriften, wissenschaftlichen Neuerscheinungen und älteren Werke sowie größere Handbibliotheken allerorten unter vorteilhaften Bedingungen. Prospekte auf Wunsch.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Pflanzenphysiologie

als Theorie der Gärtnerei

Von

Dr. Hans Molisch

o. ö. Professor und Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts an der k. k. Universität in Wien.

Für Botaniker, Gärtner, Landwirte, Forstleute und Pflanzenfreunde.

Mit 137 Abbildungen im Text.

Zweite, neubearbeitete Auflage.

(XI, 324 S. gr. 8°.) 1918.

Preis: 13 Mark, geb. 15 Mark 50 Pf.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Neuerscheinungen:

Vererbung und Auslese

Grundriß der Gesellschaftsbiologie und der Lehre vom Rassedienst.

Für Rassehygieniker, Bevölkerungspolitiker, Arzte, Anthropologen, Soziologen, Erzieher, Kriminalisten, höhere Verwaltungsbeamte und politisch interessierte Gebildete aller Stände

Von

Dr. Wilhelm Schallmayer

Dritte, durchweg umgearbeitete und vermehrte Auflage.

(XVI, 536 S. gr. 8°.) 1918.

Preis: 15 Mark, geb. 19 Mark.

Inhalt: Vorwort. Gebietsabgrenzung und Hilfswissenschaften der Rassedienstlehre. Ihre Anfänge. — I. Hauptteil. Die wissenschaftlichen Grundlagen des Rassedienstes — 1. Die biologische Entwicklungslehre. 2. Die Lehre von der Vererbung und Variabilität. 3. Die menschlichen Erbanlagen. 4. Warum jetzt Rassedienst nötig ist. 5. Niedergang und Aussterben von Völkern und das Entartungsproblem. 6. Betrachtungen über die älteste lebende Kulturnation. 7. Das sozialphilosophische Problem des Endzieles und Wertmaßes aller staatlichen Politik. — II. Hauptteil. Ziel und Wege des Rassedienstes. — 8. Volksmehrungspolitik. 9. Wege der Volkseugenik. — Schlußwort. — Literaturverzeichnis. — Autorenregister. — Sachregister. — Liste übersehener Druckfehler.

Die Vererbungslehre in der Biologie und in der Soziologie

ein Lehrbuch der naturwissenschaftlichen Vererbungslehre und ihrer Anwendungen auf den Gebieten der Medizin, der Genealogie und der Politik

zugleich zweite Auflage der Schrift über

Die Vererbungslehre in der Biologie

Zehnter (Schluß-) Teil des Sammelwerkes „Natur und Staat"

Von

Dr. phil. Heinrich Ernst Ziegler

Professor der Zoologie an der Kgl. Technischen Hochschule in Stuttgart und an der Kgl. Landwirtschaftlichen Hochschule in Hohenheim.

Mit 114 Figuren im Text und 8 zum Teil farbigen Tafeln.

(XV, 480 S. gr. 8°.) 1918.

Preis: 20 Mark, geb. 24 Mark 50 Pf.

Inhalt: 1. Abschnitt: Die Chromosomentheorie der Vererbung. 2. Abschnitt: Die Lehre von den Kreuzungen. 3. Abschnitt: Die Variabilität. 4. Abschnitt: Die Vererbung beim Menschen. 5. Abschnitt: Die natürliche Ungleichheit der Menschen. 6. Abschnitt: Die soziale Ungleichheit. 7. Abschnitt: Der Ursprung der Familie und des Staates. 8. Abschnitt: Der Parlamentarismus.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Neuerscheinungen:

Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich

Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre

Von

Dr. Alfred Ernst

Professor der Botanik an der Universität Zürich.

Mit 172 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. (XV, 665 S. gr. 8°.) 1918.

Preis: 36 Mark.

Inhaltsübersicht: Einleitung. 1. Kapitel: Bisherige Untersuchungen über Vorkommen und Wesen von Parthenogenesis und verwandter Fortpflanzungserscheinungen im Pflanzenreich. 2. Kapitel: Bisherige Untersuchungen und Ansichten über die Parthenogenesis von Chara crinita. 3. Kapitel: Ergebnisse eigener Untersuchungen über Amphimixis und Parthenogenesis bei Chara crinita. 4. Kapitel: Fragestellung, Arbeitsprogramme und bisherige Ergebnisse über experimentelle Erzeugung generativer und somatischer Parthenogenesis bei Chara crinita. 5. Kapitel: Bastardierung als Ursache der Entstehung und der Apogamie der diploiden Chara crinita. 6. Kapitel: Zur Definition von Parthenogenesis und Apogamie. 7. Kapitel: Über die Möglichkeit des Vorkommens und der experimentellen Erzeugung von Bastard-Apogamie in anderen Verwandtschaftskreisen des Pflanzenreichs. 8. Kapitel: Vergleichung der Fortpflanzungsverhältnisse apogamer und hyprider Angiospermen. 9. Kapitel: Die Chromosomenzahlen von apogamen und hybriden Angiospermen. 10. Kapitel: Die Erscheinungen der Pseudogamie im Lichte der Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamie: Pseudogamie als induzierte apogame Entwicklung. 11. Kapitel: Hyprider Ursprung und Parthenokarpie. 12. Kapitel: Zur Kenntnis der Nucellarembryonie bei Angiospermen. 13. Kapitel: Ausdehnung der Bastardhypothese auf Pflanzen mit ausschließlich vegetativer Propagation. 14. Kapitel: Andere Ursachen verminderter Fertilität, von Sterilität und vegetativer Vermehrung im Pflanzenreich. 15. Kapitel: Bastardierung und Apogamie, Artbegriff und Artbildung. Literaturverzeichnis und Autoren-Register. Namen- und Sach-Register. Berichtigungen.

Das Werden der Organismen

Zur Widerlegung von Darwins Zufallstheorie durch das Gesetz in der Entwicklung

Von

Oskar Hertwig

Direktor des anatomisch-biologischen Instituts der Universität Berlin.

Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage.

Mit 115 Abbildungen im Text. (XVIII, 680 S. gr. 8°.) 1918.

Preis: 24 Mark, geb. 28 Mark.

Inhalt: 1. Die älteren Zeugungstheorien. 2. Die Stellung der Biologie zur vitalistischen und mechanistischen Lehre vom Leben. 3. Die Lehre von der Artzelle als Grundlage für das Werden der Organismen. 4. Die allgemeinen Prinzipien, nach denen aus den Artzellen die vielzelligen Organismen entstehen. 5. Die Umwertung des biogenetischen Grunggesetzes. 6. Die Erhaltung des Lebensprozesses durch die Generationsfolge. 7. Das System der Organismen. 8. Die Frage nach der Konstanz der Arten. 9. Die Frage nach der Konstanz der Arten. 10. Die Stellung der Organismen im Mechanismus der Natur. 12. Das Problem der Vererbung. 13. III. Der gegenwärtige Stand des Vererbungsproblems. 14. Die Geschichte der Deszendenztheorien. Lamarckismus und Darwinismus. 15. Kritik der Selektions- und Zufallstheorie. 16. Zusammenfassung. Nachwort zur ersten und zweiten Auflage. Register.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANNS

10. JAHRGANG HEFT 10



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1918

Monatlich erscheint ein Heft — Preis für den Jahrgang: 32 Mk.

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.) bitten wir zu richten an
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns, Freiburg i. Br.,** Jacobistr. 23

Inhalt des zehnten Heftes.

Das Honorar für die Originalarbeiten beträgt Mk. 30.— bis zu einem Umfange von vier Druckbogen, für die in kleinerem Drucke hergestellten Besprechungen Mk. 50.— für den Druckbogen. Dissertationen werden nicht honoriert. Die Verfasser erhalten von ihren Beiträgen je 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Auf meine vor dem 1. Januar 1917 erschienenen Verlagswerke erhebe ich den allgemein eingeführten Verleger-Teuerungszuschlag von 20%

Organographie der Pflanzen **insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen.** Von Dr. **K. Goebel,** Professor an der Universität München. Zweite, umgearbeitete Auflage.

Erster Teil: **Allgemeine Organographie.** Zweite, umgearbeitete Auflage. 1913. (X, 514 S. gr. 8°.) Preis: 16 Mark, geb. 17 Mark.

Inhalt: **Einleitung.** Aufgaben der Organographie. I. Beziehungen zwischen Gestalt und Funktion. II. Die Organbildung auf den verschiedenen Stufen des Pflanzenreichs. III. Symmetrieverhältnisse. IV. Umbildung, Verkümmerung, Verwachsung, Teilung. V. Verschiedenheit der Organbildung auf verschiedenen Entwicklungsstufen: Jugendformen und Folgeformen. VI. Die Abhängigkeit der Organbildung von inneren und äußeren Faktoren. — Namen- und Sachregister.

Zweiter Teil: **Spezielle Organographie. 1. Heft: Bryophyten.** Mit 438 Abbildungen im Text. (XII, S. 515—902.) 1915. Preis: 12 Mark 50 Pf.

Inhalt: 1. Abschnitt: **Einleitung.** 1. Kurze Übersicht der Geschichte der Bryophytenforschung, Stellung der Bryophyten im System. 2. Die Sexualorgane der Bryophyten. 3. Vergleich der Gametophyten und der Sporophyten beider Gruppen. 4. Der innere Aufbau des Kapselteiles des Embryos. 5. Vergleich zwischen dem Sporophyten und dem Gametophyten. 6. Einige Eigentümlichkeiten in Zellenbau, Stoffwechsel und Periodizität der Entwicklung. — 2. Abschnitt: **Die Lebermoose.** 1. Die Gestaltung der Vegetationsorgane. 2. Die anatomische Gliederung. 3. Die Beziehungen der Organbildung zu den Lebensbedingungen. 4. Ungeschlechtliche Vermehrung der Lebermoose. 5. Fertile Sprosse und Schutz der Sexualorgane. 6. Die Embryonen und Sporogonien. 7. Die Sporenkeimung. — 3. Abschnitt: **Die Laubmoose.** 1. Die Vegetationsorgane. 2. Beziehungen der Laubmoose zur Außenwelt. 3. Ungeschlechtliche Vermehrung. 4. Gametangienstände und Sporogonbildung. 5. Einrichtung der Sporenverbreitung.

2. Heft: Pteridophyten. Mit 293 Abbildungen im Text. (XVII, S. 903—1208, gr. 8°.) 1918. Preis: 12 Mark.

Preis des ganzen II. Teiles: 24 Mark 50 Pf., geb. in einem Bande: 28 Mark.

Inhalt: 1. Abschnitt: **Einleitung.** 2. Abschnitt: **Gametangien, Gametophyt- und Embryobildung.** 1. Kapitel: Die Gametangien. 2. Kapitel: Die Gestaltung der Prothallien. 3. Kapitel: Die Embryobildung. 3. Abschnitt: **Gestaltung der Vegetationsorgane.** 1. Kapitel: Allgemeines. 2. Kapitel: Bewurzelung. 3. Kapitel: Sproßgestaltung bei den einzelnen Gruppen. 3. Kapitel: Mutationen bei Farnen. 4. Kapitel: Vegetative Vermehrung. 4. Abschnitt: **Sporophylle und Blüten.** 5. Abschnitt: **Die Sporangien und Sporen.** Nachträge. Namen- und Sachregister zu Band 2.

Im „Prometheus" Nr. 495 (27) wird in einer eingehenden Besprechung des Werkes u. a. gesagt: „. . . Die Darstellung ist klar und fesselnd, die Abbildungen reichlich, wohlgewählt und originell, so daß wir nur sagen können: wir beneiden nicht ohne wehmütigen Rückblick auf das, was vor 50 Jahren in dieser Richtung zu Gebote stand, die heutige Jugend, welche, mit solchen Lehrbüchern ausgerüstet, der Pflanzenwelt näher treten kann. . . ."



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Bestardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. **Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre.** Von Dr. **Alfred Ernst,** Professor der Botanik an der Universität Zürich. Mit 172 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. (XV, 665 S. gr. 8°.) 1918. Preis: 36 Mark.

Inhaltsübersicht: Einleitung. 1. Kapitel: Bisherige Untersuchungen über Vorkommen und Wesen von Parthenogenesis und verwandter Fortpflanzungserscheinungen im Pflanzenreich. 2. Kapitel: Bisherige Untersuchungen und Ansichten über die Parthenogenesis von Chara crinita. 3. Kapitel: Ergebnisse eigener Untersuchungen über Amphimixis und Parthenogenesis bei Chara crinita. 4. Kapitel: Fragestellung. Arbeitsprogramme und bisherige Ergebnisse über experimentelle Erzeugung generativer und somatischer Parthenogenesis bei Chara crinita. 5. Kapitel: Bastardierung als Ursache der Entstehung und der Apogamie der diploiden Chara crinita. 6. Kapitel: Zur Definition von Parthenogenesis und Apogamie. 7. Kapitel: Über die Möglichkeit des Vorkommens und der experimentellen Erzeugung von Bastard-Apogamie in anderen Verwandtschaftskreisen des Pflanzenreichs. 8. Kapitel: Vergleichung der Fortpflanzungsverhältnisse apogamer und hyprider Angiospermen. 9. Kapitel: Die Chromosomenzahlen von apogamen und hybriden Angiospermen. 10. Kapitel: Die Erscheinungen der Pseudogamie im Lichte der Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamie; Pseudogamie als induzierte apogame Entwicklung. 11. Kapitel: Hybrider Ursprung und Parthenokarpie. 12. Kapitel: Zur Kenntnis der Nucellarembryonie bei Angiospermen. 13. Kapitel: Ausdehnung der Bastardhypothese auf Pflanzen mit ausschließlich vegetativer Propagation. 14. Kapitel: Andere Ursachen verminderter Fertilität, von Sterilität und vegetativer Vermehrung im Pflanzenreich. 15. Kapitel: Bastardierung und Apogamie, Artbegriff und Artbildung. Literaturverzeichnis und Autoren-Register. Namen- und Sach-Register. Berichtigungen.

Die Zelle der Bakterien. **Vergleichende und kritische Zusammenfassung unseres Wissens über die Bakterienzelle.** Für Botaniker, Zoologen und Bakteriologen. Von Dr. **Artur Meyer,** o. Professor der Botanik und Direktor des botanischen Gartens und des botanischen Instituts der Universität Marburg. Mit 1 chromolithographischen Tafel und 34 Abbildungen im Text. (VI, 285 S. gr. 8°.) 1912. Preis: 12 Mark, geb. 13 Mark.

Biologisches Centralblatt, 32. Band. 1912:

Es gibt verhältnismäßig wenig Werke über die Bakterien, die von ganz durchgebildeten Fachleuten, nämlich Botanikern, verfaßt sind. Schon deshalb ist jedes solches Lehr- oder Handbuch doppelt zu begrüßen. Der Verfasser hat nun dieses Gebiet seit Jahren mit seinen Schülern behandelt und bietet in dem Buch außerordentlich viel auf eigener Forschung Beruhendes. Zugleich aber gibt er, entsprechend dem Titel, auch eine historische Übersicht über die Entwicklung jeder Frage und über die wesentlichen Anschauungen anderer Forscher, die von den seinen abweichen. Charakteristisch für seine Darstellung ist, daß er diese und auch seine eigenen früheren Mitteilungen in allem Wesentlichen wörtlich abdruckt. So ist zwar kein angenehm zu lesendes Lehrbuch, aber ein sehr übersichtliches, tief in die Materie einführendes Handbuch zustande gekommen. Auf Grund dieser genauen Zitate kann der Verfasser dann auch sehr verschieden seinen eigenen Standpunkt gegenüber seinen wissenschaftlichen Gegnern betonen, ohne der Objektivität Abbruch zu tun. Das Buch ist für jeden, der sich selbst mit bakteriologischen Untersuchungen befaßt, unentbehrlich, und bietet auch den Forschern auf verwandten Gebieten eine ebenso zuverlässige wie anregende Orientierung. Werner Rosenthal, Göttingen.

Von demselben Verfasser erschien ferner:

Botanische Praktika. Zum Gebrauche in den botanischen Laboratorien und zum Selbstunterrichte. Für Botaniker, Chemiker, Pharmazeuten, Studierende des höheren Lehramtes, Zoologen.

Praktikum I: **Erstes mikroskopisches Praktikum.** Eine Einführung in den Gebrauch des Mikroskops und in die Anatomie der höheren Pflanzen. **Dritte** vervollständigte **Auflage.** Mit 110 Abbildungen im Text. (VI und 255 S.) 1915. Preis: 6 Mark 50 Pf., geb. 7 Mark 50 Pf.

Praktikum II: **Praktikum der botanischen Bakterienkunde.** Einführung in die Methoden der botanischen Untersuchung und Bestimmung der Bakterienspezies. Mit einer farbigen Tafel und 31 Abbildungen im Text. (VII und 157 S.) 1903. Preis: 4 Mark 50 Pf., geb. 5 Mark 20 Pf.

Die Grundlagen und die Methoden für die mikroskopische Untersuchung von Pflanzenpulvern. **Eine Einführung in die wissenschaftlichen Methoden der mikroskopischen Untersuchung von Gewürzen, pflanzlichen Arzneimitteln, Nahrungsmitteln, Futtermitteln, Papieren, Geweben usw.** Zum Gebrauche in den Laboratorien der Hochschulen und zum Selbstunterrichte. Für Nahrungsmittelchemiker, Apotheker, Techniker usw. Mit 8 Tafeln und 18 Abbildungen im Text. (V, 258 S. gr. 8°.) 1901. Preis: 6 Mark.

Untersuchungen über die Stärkekörner. Mit 9 Tafeln und 99 Abbildungen im Text. 1895. Preis: 20 Mark.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Das Werden der Organismen. **Zur Widerlegung von Darwins Zufallstheorie durch das Gesetz in der Entwicklung.** Von **Oskar Hertwig,** Direktor des anat.-biolog. Instituts der Universität Berlin. **Zweite** vermehrte und verbesserte **Auflage.** Mit 115 Abbildungen im Text. (XVIII, 680 S. gr. 8⁰.) 1918. Preis: 24 Mark, geb. 28 Mark.

Inhalt: 1. Die älteren Zeugungstheorien. 2. Die Stellung der Biologie zur vitalistischen und mechanistischen Lehre vom Leben. 3. Die Lehre von der Artzelle als Grundlage für das Werden der Organismen. 4. Die allgemeinen Prinzipien, nach denen aus den Artzellen die vielzelligen Organismen entstehen. 5. Die Umwertung des biogenetischen Grunggesetzes. 6. Die Erhaltung des Lebensprozesses durch die Generationsfolge. 7. Das System der Organismen. 8. und 9. Die Frage nach der Konstanz der Arten. 10. und 11. Die Stellung der Organismen im Mechanismus der Natur. 12. Das Problem der Vererbung. 13. III. Der gegenwärtige Stand des Vererbungsproblems. 14. Die Geschichte der Deszendenztheorien. Lamarckismus und Darwinismus. 15. Kritik der Selektions- und Zufallstheorie. 16. Zusammenfassung. Nachwort zur ersten und zweiten Auflage. Register

Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Von Dr. **Hans Molisch,** o. ö. Professor und Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts an der k. k. Universität in Wien. Für Botaniker, Gärtner, Landwirte, Forstleute und Pflanzenfreunde. Mit 137 Abbildungen im Text. **Zweite,** neubearbeitete **Auflage.** (XI, 324 S. gr. 8⁰.) 1918. Preis: 13 Mark, geb. 15 Mark 50 Pf.

Festschrift zum 70. Geburtstag von Ernst Stahl in Jena. **Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung.** Herausgegeben von Dr. **K. Goebel** in München. Neue Folge elfter und zwölfter Band (der ganzen Reihe 111. und 112. Band). Mit 7 Tafeln und 169 Abbildungen im Text. 1918.

Preis für die Abnehmer der „Flora" 40 Mark — Preis für den Einzelverkauf 45 Mark.

Inhalt: **Detmer, W.,** Ernst Stahl, seine Bedeutung als Botaniker und seine Stellung zu einigen Grundproblemen der Biologie — **Karsten, G.,** Über Kompaßpflanzen. (Mit 1 Tafel.) — **Molisch, H.,** Über den mikrochemischen Nachweis und die Verbreitung gelöster Oxalate im Pflanzenreiche (Mit 1 Tafel). — **Reinke, J.,** Bemerkungen über Mannigfaltigkeit und Anpassungen. — **Meyer, Arthur,** Eiweißstoffwechsel und Vergilben der Laubblätter von Tropaeolum majus. (Mit 17 Abbildungen.) — **Klebs, G.,** Über die Blütenbildung von Sempervivum. (Mit 5 Abbildungen.) — **Neger, F. W.,** Die Wegsamkeit der Laubblätter für Gase (Mit 3 Abbildungen.) — **Tischler, G.,** Über den anatomischen Bau der Staub- und Fruchtblätter bei Lythrum Salicaria mit Beziehung auf das „Illegitimitätsproblem". (Mit 1 Tafel und 8 Abbildungen.) — **Klebahn, H.,** Peridermium pini (Willd.) Kleb und seine Übertragung von Kiefer zu Kiefer. (Mit 2 Tafeln und 1 Abbildung.) — **de Vries, Hugo,** Phylogenetische und gruppenweise Artbildung. — **Drude, Oscar,** Licht- und Wärmestrahlung als ökologische Standortsfaktoren — **Goebel, K.,** Zur Kenntnis der Zwergfarne. (Mit 6 Abbildungen.) — **Focke, W. O.,** Die nordwestdeutsche Küstenflora — **Giesenhagen, K.,** Über einen seltsamen Farn der Flora von Ceylon. (Mit 6 Abbildungen.) — **v. Kirchner, O.,** Die Bestäubungseinrichtung von Isnardia palustris A. und ihre Verwandten. (Mit 6 Abbildungen.) — **Schmid, G.,** Zur Kenntnis der Oscillarienbewegung. (Mit 11 Abbildungen.) — **Kniep, Hans,** Über die Bedingungen der Schnallenbildung bei den Basidiomyzeten. — **Möbius, M.,** Über Orientierungsbewegungen von Knospen, Blüten und Früchten. (Mit 11 Abbildungen.) — **Klebahn, H.,** Impfversuche mit Pfropfbastarden (Mit 9 Abbildungen.) — **Miehe, Hugo,** Anatomische Untersuchung der Pilzsymbiose bei Casuarina equisetifolia nebst einigen Bemerkungen über das Mykorhizenproblem. (Mit 1 Tafel und 2 Abbildungen.) — **Benecke, Wilhelm,** Pflanzen und Nacktschnecken. — **Jost L.,** Die Griffelhaare der Campanulablüte. (Mit 12 Abbildungen.) — **Diels, L.,** Über Wurzelkork bei Pflanzen stark erwärmter Böden. (Mit 3 Abbildungen.) — **Schenck, H.,** Verbänderungen und Gabelungen an Wurzeln. (Mit 10 Abbildungen.) — **Koernicke, M.,** Über die extrafloralen Nectarien auf den Laubblättern einiger Hibisceen. (Mit 1 Tafel und 4 Abbildungen.) — **Riß, M. M.,** Die Antherenhaare von Cyclanthera pedata (Schrad.) und einiger anderer Cucurbitaceen. (Mit 16 Abbildungen.) — **Biedermann, W.,** Mikrochemische Beobachtungen an den Blattzellen von Elodea. (Mit 19 Abbildungen.) — **Büsgen, M.,** Biologische Studien mit Botritis cinera — **Küster, E.,** Über rhythmisches Dickenwachstum. (Mit 13 Abbildungen.) — **Renner, O.,** Weitere Vererbungsstudien an Önotheren — **Lubosch, Wilhelm,** Über Pander und d'Altons Vergleichende Osteologie der Säugetiere. — **Sernander, Rudger,** Subfossile Flechten. (Mit 7 Abbildungen.)

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANNS

10. JAHRGANG HEFT 11

MIT 16 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1918

Monatlich erscheint ein Heft Preis für den Jahrgang: 32 Mk.

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.) bitten wir zu richten an

Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns, Freiburg i. Br.,** Jacobistr. 23

Inhalt des elften Heftes.

Das Honorar für die Originalarbeiten beträgt Mk. 30.— bis zu einem Umfange von vier Druckbogen, für die in kleinerem Drucke hergestellten Besprechungen Mk. 50.— für den Druckbogen. Dissertationen werden nicht honoriert. Die Verfasser erhalten von ihren Beiträgen je 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Physiologische Optik

Dargestellt für Naturwissenschaftler

Von

Dr. W. E. Pauli und **Dr. R. Pauli**

a. o. Professor an der Universität Jena — Privatdozent an der Universität München

Mit 2 Tafeln und 70 Abbildungen im Text.

VI. 112 S. gr. 8°.) 1918. **Preis: 5 Mark, gebunden 7 Mark.**



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Soeben erschien:

Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie. Von Prof. für Zoologie Dr. **Jul. Schaxel,** Vorstand der Anstalt für experimentelle Biologie an der Universität Jena 1919. Preis: 10 Mark.

Die gegenwärtige Biologie ist keine in sich geschlossene, auf eigene Begriffe begründete Wissenschaft. Sie wird vielmehr von einer Vielheit nach Gegenstand und Auffassung sehr verschiedenartiger Materialsammlungen und Theorien zusammengesetzt, ein Zustand, der in letzter Zeit zur Krisis gediehen ist und der Überwindung harrt. Was die Biologie im Innersten bewegt, stellt das vorliegende Buch in den Hauptrichtungen dar. In ihre gedankliche und sachliche Bedingtheit wird ein Einblick versucht und den Grundauffassungen nachgegangen, die sich als Elemente des biologischen Denkens aus seiner entwirrten Vieldeutigkeit und Ungleichartigkeit herausschälen lassen. Der Philosoph wie der Naturforscher wird den Ausführungen seine Aufmerksamkeit schenken müssen, denn vom Standpunkte des Biologen wird bis zur Grenze erkenntniskritischer Fragen vorgedrungen und zugleich die Selbstbesinnung eingeleitet, die der tätige Arbeiter zur zielbewußten Leitung braucht. Den an allgemeiner Biologie und ihren großen über den Rahmen der engeren Wissenschaft hinausreichenden Zusammenhängen Interessierten wie den Fachvertreter (Zoologen, Anatomen, Botaniker, Physiologen, Biochemiker usw.) insbesondere auch den Lehrer dieser Disziplinen, geht die hier geleistete Vorarbeit an, indem sie zu einer Erneuerung der Biologie anregt.

Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Von Dr. **Julius Schaxel,** a. o. Professor für Zoologie an der Universität Jena. Mit 48 Abbildungen im Text. (VII, 336 S. gr. 8°.) 1915. Preis: 9 Mark.

Inhalt: I. Die Methodik der Cytomorphologie. II. Die Eibildung als Vorentwicklung der Furchung. III. Die Bedeutung der Besamung und der Befruchtung für die Furchung. IV. Die Determination der Furchung. V. Die Determination der Bildung der Organanlagen. VI. Die Determination der histogenetischen Differenzierung. VII. Ausblicke auf Funktion, Seneszenz, Tod und Restitution. VIII. Die Zellentheorie. — Verzeichnis der zitierten Literatur. — Register.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift, N. F., Band 14, 1915:

Auf jeden Fall ist die Arbeit, die die gesamte einschlägige Literatur einer Kritik unterwirft, eine äußerst wertvolle Neuerscheinung auf dem Gebiete der Zellforschung. Die klare Präzision der sich aus den Experimenten der Entwicklungsmechanik ergebenden theoretischen Folgerungen und ihre Verwertung für die großen Probleme der Entwicklungslehre, heben das Schaxelsche Buch aus dem engen Kreis der Fachliteratur heraus und weisen ihm eine hervorragender Stellung als vorzügliches Einführungswerk in die Probleme der modernen Zellenlehre und Entwicklungsmechanik an. Seine Lektüre mag deshalb auch allen, die sich überhaupt mit den Fragen moderner Biologie beschäftigen, empfohlen werden.

Zentralblatt für Biochemie und Biophysik, Band 18, 1916:

Die Cytomorphologie wird hier als Grenzwissenschaft zwischen morphologischer und physiologischer Betrachtungsweise behandelt, ein interessanter Standpunkt, der das vorliegende Werk unsern Lesern besonders nahebringt. . . . . Diese Stellungnahme des Verf. ist konsequent, wie überhaupt sein Werk bis zur letzten Darstellung der Zellentheorie klar und folgerichtig bleibt. Wie man sich auch zu den letzten Fragen der Ontogenese stellen mag, man wird anerkennen müssen, daß die Determination dieses Geschehens durch die elementare Beteiligung der Zellen im vorliegenden Werk scharf umrissen ist.

Die Naturwissenschaften, Band 4, 1916:

Wir wünschen dem Buche recht zahlreiche und aufmerksame Leser. P. Mayer.

Über den Mechanismus der Vererbung. Von Dr. **Julius Schaxel,** a. o. Professor für Zoologie an der Universität Jena. (31 S. gr. 8°.) 1916. Preis: 75 Pf.

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Band XIX, Heft 1/2:

Eine außerordentlich anregende Studie, die dartun will, wie die Entwicklungmechanik berufen sei, im Sinne Johannsens das „morphologische Korrektiv" für die zunächst rein statistische, mendelistische Erblichkeitsforschung abzugeben.

Auf meine vor dem 1. Januar 1917 erschienenen Verlagswerke erhebe ich den allgemein eingeführten Verleger-Teuerungszuschlag von 20%



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Neuerscheinungen:

Vererbung und Auslese

Grundriß der Gesellschaftsbiologie und der Lehre vom Rassedienst.

Für Rassehygieniker, Bevölkerungspolitiker, Ärzte, Anthropologen, Soziologen, Erzieher, Kriminalisten, höhere Verwaltungsbeamte und politisch interessierte Gebildete aller Stände

Von

Dr. Wilhelm Schallmayer

Dritte, durchweg umgearbeitete und vermehrte Auflage.

(XVI, 536 S. gr. 8°) 1918.

Preis: 15 Mark, geb. 19 Mark.

Inhalt: Vorwort. Gebietsabgrenzung und Hilfswissenschaften der Rassedienstlehre. Ihre Anfänge. — I. Hauptteil. Die wissenschaftlichen Grundlagen des Rassedienstes. — 1. Die biologische Entwicklungslehre. 2. Die Lehre von der Vererbung und Variabilität 3. Die menschlichen Erbanlagen. 4. Warum jetzt Rassedienst nötig ist. 5. Niedergang und Aussterben von Völkern und das Entartungsproblem. 6. Betrachtungen über die älteste lebende Kulturnation. 7. Das sozialphilosophische Problem des Endzieles und Wertmaßes aller staatlichen Politik. — II. Hauptteil. Ziel und Wege des Rassedienstes. — 8. Volksmehrungspolitik. 9. Wege der Volkseugenik. — Schlußwort. — Literaturverzeichnis. — Autorenregister. — Sachregister. — Liste übersehener Druckfehler.

Die Vererbungslehre in der Biologie und in der Soziologie

Ein Lehrbuch der naturwissenschaftlichen Vererbungslehre und ihrer Anwendungen auf den Gebieten der Medizin, der Genealogie und der Politik

Zugleich zweite Auflage der Schrift

Die Vererbungslehre in der Biologie

Von

Dr. phil. Heinrich Ernst Ziegler

Professor der Zoologie an der Kgl. Technischen Hochschule in Stuttgart und an der Kgl. Landwirtschaftlichen Hochschule in Hohenheim.

Mit 114 Figuren im Text und 8 zum Teil farbigen Tafeln.

Zehnter (Schluß-) Teil des Sammelwerkes „Natur und Staat“

(XV, 480 S. gr. 8°.) 1918.

Preis: 20 Mark, geb. 24 Mark 50 Pf.

Inhalt: 1. Abschnitt: Die Chromosomentheorie der Vererbung. 2. Abschnitt: Die Lehre von den Kreuzungen. 3. Abschnitt: Die Variabilität. 4. Abschnitt: Die Vererbung beim Menschen. 5. Abschnitt: Die natürliche Ungleichheit der Menschen. 6. Abschnitt: Die soziale Ungleichheit. 7. Abschnitt: Der Ursprung der Familie und des Staates. 8. Abschnitt: Der Parlamentarismus.

Dieser Nummer liegt ein Prospekt bei vom **Verlag der G. Braunschen Hofbuchdruckerei in Karlsruhe** über: **„Rebschädlinge und ihre neuzeitliche Bekämpfung“**, von **Dr. Karl Müller** (Augustenberg), ein Buch, das auch dem Phytopathologen, Fachbotaniker und Chemiker manche Auskunft geben wird.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.

ZEITSCHRIFT FÜR BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

LUDWIG JOST · HANS KNIEP
FRIEDRICH OLTMANNS

10. JAHRGANG HEFT 12

MIT 1 ABBILDUNG IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1918

Monatlich erscheint ein Heft — Preis für den Jahrgang: 32 Mk.

Alle für die Zeitschrift bestimmten Sendungen (Manuskripte, Bücher usw.) bitten wir zu richten an
Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. **Oltmanns, Freiburg i. Br.,** Jacobistr. 23

Inhalt des zwölften Heftes.

Das Honorar für die Originalarbeiten beträgt Mk. 30.— bis zu einem Umfange von vier Druckbogen, für die in kleinerem Drucke hergestellten Besprechungen Mk. 50.— für den Druckbogen. Dissertationen werden nicht honoriert. Die Verfasser erhalten von ihren Beiträgen je 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Bewässerungswirtschaft in Turan
und ihre Anwendung in der Landeskultur

Von

Dr. Walter Busse

Geh. Ober-Reg.-Rat, vortragender Rat im Reichskolonialamt.

Mit 21 Abbildungen im Text, 40 Abbildungen auf 23 Tafeln und 1 Karte.

(Veröffentlichungen des Reichskolonialamts Nr. 8).

(VIII, 326 S. gr. 8°). 1915. **Preis: 12 Mark (+ 2.40 Teuerungszuschl.)**

Auf Grund eingehender, an Ort und Stelle ausgeführten Studien schildert der Verfasser die Grundlagen und die Methodik des Bewässerungswesens in Russisch-Turkestan und Buchara. Die dortigen Systeme der Irrigation, die sich im Laufe von Jahrtausenden herausgebildet und dem Lande zu seiner hohen Produktionskraft und wirtschaftlichen Blüte verholfen haben, sind in der deutschen Literatur bisher nur beiläufig und ganz unvollständig berührt worden. Ihre technische Anwendung in den einzelnen Zweigen des Ackerbaues, im Obst- und Weinbau sowie dem Feldgartenbau und die Bedeutung der Bewässerungskulturen für die Wirtschaft der verschiedenen Landesteile werden vom Verfasser ausführlich erörtert. Besondere Beachtung haben die Baumwollproduktion und in Verbindung damit die russische Siedlungspolitik gefunden. Zahlreiche Abbildungen erläutern den Text.

Mit einer Fülle neuen Materials ist das Buch für den Pflanzer und Farmer in den Kolonien, dem Kulturtechniker und Wirtschaftsgeographen eine Quelle der Belehrung und bietet allen kolonialwirtschaftlich interessierten Kreisen, sowie auch der heimischen Landwirtschaft vielfache Anregung.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Pflanzenphysiologie
als Theorie der Gärtnerei

Von

Dr. Hans Molisch

o. ö. Professor und Direktor
des pflanzenphysiologischen Instituts an der k. k. Universität Wien.

Für Botaniker, Gärtner, Landwirte, Forstleute und Pflanzenfreunde.

Zweite, neubearbeitete Auflage

Mit 137 Abbildungen im Text. (XI, 324 S. gr. 8°). 1918.

Preis: 13 Mark, geb. 15 Mark 50 Pf.

Inhalt: I. Ernährung. 1. Die Wasserkultur. 2. und 3. Die unentbehrlichen und die entbehrlichen Aschenbestandteile. 4. Stickstoff. 5. Der Boden. 6. Die Düngung. 7. Die Kohlensäureassimilation. 8. Das Wasser und seine Bewegung. 9. Die Transpiration und der Transpirationsstrom in Beziehung zu gärtnerischen Arbeiten. 10. Die Wanderung der Assimilate. 11. Die Ernährung der Pilze. 12. Ernährungsweisen besonderer Art. — II. Atmung. — III. Wachstum. 1. Allgemeines. 2. Wachstum und Außenbedingungen. 3. Wachstumsbewegungen. 4. Organbildung. 5. Ruheperiode. Treiberei und Laubfall. — IV. Vom Erfrieren und Gefrieren der Pflanzen. — V. Die ungeschlechtliche und die geschlechtliche Fortpflanzung. — VI. Die Keimung der Samen. — VII. Variabilität, Vererbung und Pflanzenzüchtung. — Sachregister.

Von diesem Werke ist innerhalb 2 Jahren — während der Kriegszeit — eine neue Auflage erschienen. Die erste Auflage war kurz nach dem Erscheinen (1916) schon vergriffen.

Zeitschrift für Obst- und Gartenbau, 1918, Nr. 10:

Mit großer Freude begrüße ich die 2. Auflage des „Molisch". In ihm haben wir Gärtner unsere Pflanzenphysiologie. Jeder Gärtner kann es lesen und verstehen, auch derjenige, der glaubt, zu alt zu sein zum „Studieren". Jeder angehende Gärtner muß es studieren, wenn er seinen Beruf richtig erfassen will. Hoffentlich greifen unsere gärtnerischen Lehranstalten zu diesem Lehrbuch. Lehrern und Schülern hat es an einem geeigneten Lehrbuch bisher gefehlt.
Gartenbauinspektor Lindner.

Möllers Deutsche Gärtner-Zeitung, 8. Juli 1916:

.... Jedem denkenden Gärtner sei dieses prächtige Werk zu seiner Erbauung empfohlen; es werden ihm viele genußreiche Stunden daraus erblühen.

Die Gartenwelt, 20. Dezember 1918:

.... Das Werk kommt gerade zur rechten Zeit, um jungen Gärtnern vom Lehrherrn oder Arbeitgeber, von Eltern und guten Freunden auf den Weihnachtstisch gelegt zu werden. Um ein Volksbuch im besten Sinne zu sein, ist auch der Ton, die Fassung und klare Darstellung vortrefflich geeignet. Vorzüglich ist die gefährliche Klippe umgangen, welche in der botanischen Kunstsprache liegt. Fast alle botanischen Werke wissenschaftlichen Wertes werden erdrückt von der Fülle der Kunstausdrücke, welche der nicht wissenschaftlich Geschulte nicht versteht und die es ihm unmöglich machen oder doch ungeheuer erschweren, den wertvollen Inhalt auszuschöpfen. Bücher, die Eigentum der Praxis werden sollen, müssen sich mühelos lesen und aufnehmen lassen. Diese keineswegs leichte Aufgabe ist hier vorzüglich gelöst. . . .
A. J.

Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft, 1916: Heft 12:

Ein Buch von Molisch zu lesen, ist immer ein lehrreiches Vergnügen. Die leichte Darstellung und verständliche Sprache, das auf breiter Literatur-Kenntnis basierte allgemeine Wissen, die reiche eigene Erfahrung und das liebevolle Verständnis für Beziehungen der theoretischen Erkenntnis zur praktischen Anwendung, der praktischen Erfahrung zur theoretischen Fragestellung und Begründung sind nur bei wenigen Botanikern in so harmonischer Weise vereinigt. . . .
v. Tubeuf.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte

Kritische Betrachtungen
über das sogenannte „biogenetische Grundgesetz".

Von
Dr. Adolf Naef
Privatdozenten für Zoologie an der Universität Zürich.

Mit 4 Figuren im Text.

IV, 77 S. gr. 8⁰). 1917. **Preis: 2 Mark 40 Pf.**

Inhalt: Einleitung. — Zur Geschichte des biogenetischen Grundgesetzes. — Über Wesen und Methodik der systematischen Morphologie. — Über Entwicklung überhaupt und die vergleichende Betrachtung von Ontogenesen der Vielzelligen im besonderen. — Über die phylogenetische Betrachtung der organischen Formbildung. — Über die Abänderung der Ontogenesen in der Stammesgeschichte. — Über die Anwendung des Gesetzes und dessen Grenzen. — Über atypische Ähnlichkeiten (Analogien, Konvergenzen). — Leitsätze. — Literatur.

Daß in der Biologie mit der kritischen Sichtung ihrer Voraussetzungen, Wege und Ziele mehr als bisher Ernst gemacht werde, ist eine neuerdings oft aufgestellte Forderung. Die Prinzipien der Morphologie, insbesondere ihrer Beziehungen zur Entwicklungsgeschichte, versucht die vorliegende Studie zu klären. Sie ist der methodologische Gewinn fast zehnjähriger gedanklicher Arbeit, die der Verfasser seiner eben vollendeten Monographie der Cephalopoden gewidmet hat. Nicht nur der vergleichende Anatom, Embryologe und Phylogenetiker, sondern jeder an den allgemeinsten Fragen der Lebenswissenschaften Interessierte wird sich mit dieser Studie auseinanderzusetzen haben.

Soeben erschien:

Idealistische Morphologie und Phylogenetik

(Zur Methodik der systematischen Morphologie).

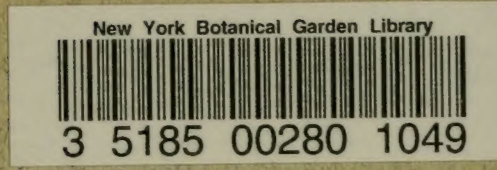
Von
Dr. Adolf Naef
Privatdozent für Zoologie an der Universität Zürich.

Mit 4 Figuren im Text.

VI, 77 S. gr. 8⁰). 1919. **Preis: 3 Mark.**

Den Verfasser kennzeichnet das Bemühen, sachliche und logische Fundamente der biologischen Wissenschaften aus der Verschüttung auszugraben, in die sie infolge ungeheurer Materialanhäufung durch die moderne Forschung geraten sind, und daran im Sinne einer gedanklichen Beherrschung des gegebenen Stoffes weiterzubauen. Hier soll die historische Richtung der neueren Biologie mit der begrifflich-systematischen (idealistischen) der älteren organisch verknüpft und darauf begründet werden. Die Schrift wendet sich an alle für Fragen der theoretischen Biologie interessierten Kreise, insbesondere an die Systematiker, Embryologen und vergleichenden Anatomen.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt.


New York Botanical Garden Library
3 5185 00280 1049